

ÉCOLE POLYTECHNIQUE FÉDÉRALE DE LAUSANNE

ÉVOLUTION D'UNE MUTATION
DANS UN DOMAINE

THÈSE

présentée au Département de Physique de
l'Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne

pour l'obtention du grade de Docteur ès sciences
par

Mélétis MICHALAKIS
Ingénieur-Physicien EPFL
originaire d'Athènes
(Grèce)

acceptée sur proposition des
Dr Ch. Gruber, rapporteur
Prof. G. Leresche, corapporteur
Prof. E. W. Montroll, corapporteur

Thèse N° 162

Lausanne EPFL 1973

INTRODUCTION

Notre recherche consiste en la structuration et l'analyse d'un modèle écologique, décrivant l'évolution d'une mutation unique dans une population nombreuse, formée d'une seule espèce et occupant un très vaste territoire.

La formulation mathématique de ce modèle donne lieu à un système différentiel du premier ordre d'équations non linéaires, dont nous discutons les solutions et le comportement asymptotique.

Pour structurer notre modèle, nous allons diviser le grand territoire D occupé par l'espèce en un nombre fini de régions D_k , ($k \in \{1, 2, \dots, m\}$, $D = \bigcup_{j=1}^m D_j$) de manière telle que le nombre d'individus dans chaque D_k soit suffisamment grand pour donner des moyennes qui aient un sens. D'autre part nous admettrons que chaque région est suffisamment petite pour que les conditions à l'intérieur de celle-ci soient identiques.

Les conditions géographiques, à priori non homogènes, ainsi que les distances entre individus, excluent l'hypothèse d'une population panmictique^(*). C'est pourquoi nous introduisons une probabilité d'accouplement dépendant de la localisation des individus; pour les mêmes raisons nous ne supposons pas une distribution uniforme de la population.

Avec l'hypothèse qu'un individu né dans la région D_k provient d'une mère habitant D_k , nous admettrons que le père peut être issu de n'importe quelle autre région D_j ; nous introduisons ainsi un ensemble de coefficients $\{c_{kj}\}$, c_{kj} étant la probabilité qu'une naissance dans D_k est causée par un mâle issu de D_j . Dans le cas le plus général, les c_{kj} sont fonctions du temps.

(*) Population panmictique : population dans laquelle les croisements se font au hasard.

De plus ils satisfont à tout instant aux conditions :

$$1 \geq c_{kj} \geq 0 \quad , \quad \sum_j c_{kj} = 1 \quad (A)$$

Dans notre modèle, nous supposons que la transmission d'un caractère "muté" ou "normal" dépend uniquement des parents (père et mère) et non d'ancêtres plus lointains. D'autre part nous admettons que la mutation peut apparaître ou disparaître spontanément.

Selon notre modèle, l'évolution de la mutation est décrite par un système d'équations différentielles couplées :

$$\dot{p}_k + p_k \frac{\dot{n}_k}{n_k} = \alpha^k - \beta^k p_k + \gamma^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j + \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_k p_j + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} p_j \frac{n_j}{n_k} \quad (B)$$

$$\frac{\dot{n}_k}{n_k} = F_k(t, \{n_j\}, \dots) \quad (C)$$

où $p_k = p_k(t)$ et $n_k = n_k(t)$ sont respectivement la densité d'individus mutants, et la population totale dans la région D_k . Les coefficients α^k , β^k , γ^k , δ^k , ainsi que l'ensemble $\{r_{kj}\}$ sont des paramètres réels que nous définirons plus loin. L'équation (B) décrit l'évolution de la mutation dans D_k , tandis que l'équation (C) exprime la variation de la population totale dans la même région. La fonction $F_k(t, \{n_j\}, \dots)$ sera définie par la suite. Nous verrons qu'il y a plusieurs façons de choisir cette fonction.

Dans ce travail nous montrons que l'équation (B) possède des solutions bornées et que dans le cas où les paramètres α^k , β^k , γ^k , δ^k , $\{c_{kj}\}$ et $\{r_{kj}\}$ sont invariables dans le temps, ces solutions décrivent asymptotiquement un état stationnaire. Ceci reflète le fait bien connu que dans une population naturelle, la proportion d'individus mutés est plus ou moins stable.

Dans notre étude de l'évolution d'une mutation, nous considérerons le "phénotype" du caractère muté et non pas son "génotype". Il est cependant facile d'inclure dans notre modèle les cas de mutations "dominantes" ou "récessives" ainsi que les cas de parents "homozygotes" ou "hétérozygotes". Pour cela, il suffit de généraliser l'interprétation de l'indice κ caractérisant non seulement la région mais aussi le caractère génétique ou n'importe quel autre paramètre que l'on veut introduire dans la théorie (p. ex. l'âge).

D'une façon analogue, on pourrait remplacer l'ensemble $\{c_{\kappa j}\}$ par l'ensemble $\{c_{\kappa j i}\}$; $c_{\kappa j i}$ étant interprété comme la probabilité qu'un individu né dans la région D_{κ} provient de parents dont l'un est issu de D_j et l'autre de D_i . Le système décrivant l'évolution de la mutation dans cette situation plus générale sera de nouveau du type de (B) et peut-être étudié par les mêmes techniques.

Ce modèle, tel qu'il est formulé, permet une interprétation plus large de la mutation; autrement dit en redéfinissant certains paramètres du modèle, la mutation peut perdre sa signification strictement biologique. Elle peut être alors interprétée, par exemple comme une nouvelle idée, religieuse, politique ou philosophique, qui se propage dans un pays, plus ou moins vite.

Dans la littérature nous trouvons plusieurs modèles étudiant des problèmes de génétique dans une grande population subdivisée. Il est intéressant de comparer ces modèles avec le nôtre.

Dans l'étude du "coefficient de consanguinité"(*) Wright [1] a formulé deux modèles différents : le "modèle des îles" et

(*) "Inbreeding coefficient".

le "modèle de distribution continue". Dans le modèle des îles Wright suppose que les individus s'accouplent entre les différentes régions avec une probabilité indépendante de la région. Dans notre modèle un tel cas correspondrait à choisir

$C_{kj} = C$ indépendant de k, j ; d'autre part, dans le modèle de distribution continue, il considère une population distribuée d'une façon uniforme et il suppose qu'un nouveau-né en un point donné est issu de parents tirés au hasard à partir d'une petite région entourant ce point.

Malecot [2] étudia la relation entre les caractères génétiques de deux individus éloignés d'une distance r . Pour ce problème, la population est de nouveau supposée être uniformément distribuée et l'auteur introduit une probabilité $\ell(x)$ qu'un enfant naisse à une distance x du lieu de naissance de ses parents. Dans notre cas, ceci revient à choisir $C_{kj} = C/|k-j|$ où $|k-j|$ est la distance entre D_k et D_j .

Kimura [3] considère aussi un modèle de population subdivisée mais il suppose que les individus sont croisés uniquement à partir des régions adjacentes; ce modèle a été analysé par Kimura et Weiss [4] et Maruyama [5].

La comparaison entre ces différents modèles montre que dans tous ces cas le caractère génétique n'est transmis que par les parents (père et mère). Cette hypothèse conduit à l'étude d'un ensemble d'équations différentielles (Processus de Markoff).

Finalement dans un article récent, Haussmann [6] définit et étudie un modèle de "Abstract Food Wels". Dans son article, il aboutit à un ensemble très général d'équations différentielles et il étudie des questions de même nature que nous dans notre travail : existence de solutions bornées, états stationnaires. Cependant les équations différentielles (B) et (C) que nous

avons obtenues ne tombent pas dans la classe des équations étudiées par Haussmann. De plus notre système d'équations différentielles étant plus simple, dans certains cas particuliers, nous pouvons étudier explicitement, le comportement asymptotique des solutions.

La recherche que nous avons entreprise fut suggérée par un séminaire de C. Baroni Urbani, séminaire dans lequel il fut remarqué que les résultats obtenus ne pouvaient pas avoir de sens (densités de probabilités négatives). Dans une première partie, exposée dans le chapitre I, nous avons repris essentiellement les hypothèses de C. Baroni Urbani pour dériver un ensemble d'équations décrivant le modèle en question; l'analyse de ce système montre que les solutions de nos équations ne présentent pas les pathologies qui étaient apparues dans le travail mentionné ci-dessus. Toutefois, l'étude des propriétés de ces solutions, met en évidence le fait que ces premières hypothèses sont beaucoup trop restrictives pour donner une description un peu réaliste du processus de propagation d'une mutation dans un milieu.

Nous avons alors essayé de généraliser les hypothèses introduites par C. Baroni Urbani et nous proposons un "modèle écologique" décrivant l'évolution de la mutation, de même que la dynamique de la population. Ce modèle général est introduit au Chapitre II; il tient compte en particulier des conditions écologiques, du caractère "favorable" ou "défavorable" de la mutation, des phénomènes de mutation spontanée et de rétro-mutation, ainsi que de la probabilité de migration. Dans ce même chapitre nous étudierons les propriétés d'existence et d'unicité des solutions du système d'équations décrivant le modèle écologique; nous montrerons ensuite que les solutions ont effectivement un sens lorsque celles-ci sont interprétées dans le cadre biologique.

Finalement, dans un dernier paragraphe, nous obtenons la solution explicite du modèle dans un cas particulier.

Dans le chapitre III, nous attaquons le problème du comportement asymptotique des solutions et étudions les questions d'existence, d'unicité et de stabilité des états d'équilibre. Pour cette analyse, il est nécessaire d'introduire un certain nombre d'hypothèses simplificatrices par rapport au modèle très général étudié au chapitre II. Les résultats de ce chapitre montrent que le système d'équations proposé permet de dériver certains résultats bien connus en biologie.

Finalement l'ensemble des résultats obtenus sont résumés dans un dernier chapitre, résumé des conclusions de notre recherche.

Pour terminer cette introduction, il est nécessaire d'insister sur le fait qu'une telle étude ne peut avoir de sens que pour autant qu'elle donne des résultats en accord avec les phénomènes observés. Pour l'instant nous avons pu vérifier que du point de vue qualitatif, les résultats obtenus sont effectivement en accord avec les résultats observés, d'autre part notre modèle permet de décrire certains phénomènes précis tels que la stabilité de la population mutante dans une population naturelle. La prochaine étape sera alors une comparaison plus quantitative, comparaison qui s'impose pour justifier en dernière analyse le modèle écologique que nous proposons.

CHAPITRE I

MODELE PRELIMINAIRE

1. Définitions - Hypothèses

Soit D le territoire occupé par la population à étudier. Pour définir notre modèle nous considérons une partition de D en m régions D_k (m fini).

Nous supposons que la population peut être répartie en deux groupes, les "mutants" et les "normaux" et nous introduisons les hypothèses suivantes concernant l'évolution de la mutation :

- a) Un individu "mutant" reste "mutant" jusqu'à sa mort.
- b) Un individu "normal" peut muter spontanément.
- c) Un enfant naîtra "mutant" si au moins l'un des deux parents est "mutant".
- d) La population totale n_k de la région D_k reste constante au cours du temps.
- e) Une naissance dans D_k provient d'une mère appartenant à D_k alors que le père peut être issu de toute autre région D_j .
- f) Les mâles arrivant de l'extérieur en D_k une fois accouplés retournent dans leur région d'origine (absence de migration).

2. Notations et Hypothèse

P_b = Probabilité de naissance

P_d = Probabilité de décès (la même pour les mutants et les normaux)

P_j = Probabilité de mutation spontanée.

c_{kj} = Probabilité qu'une naissance dans D_k est due à un père issu de D_j , d'où :

$$\sum_{j=1}^m c_{kj} = 1 \quad (I.1)$$

Hypothèse

Les P_b , P_d , P_j et c_{kj} sont définies par unité de temps et par individu. Elles sont constantes dans le temps et indépendantes de l'âge et de la région. D'autre part l'hypothèse d) entraîne : $P_b = P_d$. Ces grandeurs sont supposées connues et constituent les paramètres du modèle.

n_k = population totale dans la région

$N_k = N_k(t)$ = population mutante dans D_k

$p_k(t) = \frac{N_k(t)}{n_k}$ = densité des mutants dans D_k

= probabilité qu'un individu, pris au hasard à l'instant t dans D_k , soit mutant.

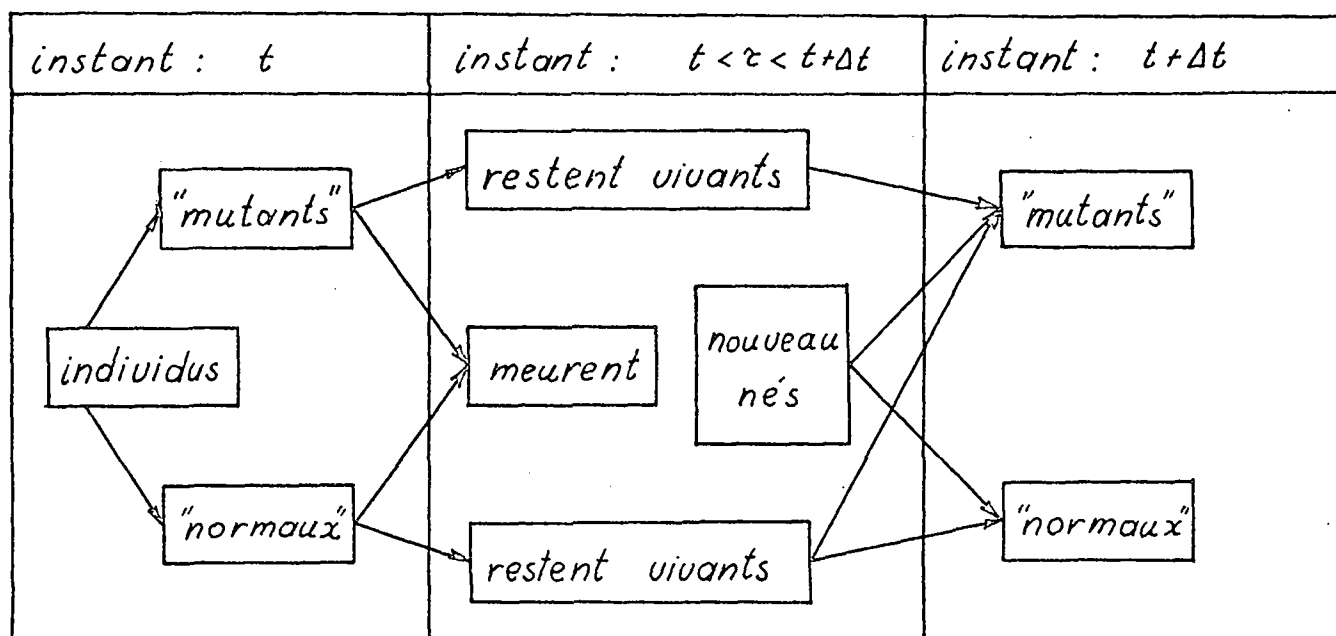
$N_k(t)$, $p_k(t)$ sont les inconnues du problème.

3. Evolution de la Mutation dans D_k :

Schéma de référence - Formulation Mathématique.

Considérons l'évolution de la mutation dans la région D_k durant l'intervalle $(t, t + \Delta t)$. Δt est supposé inférieur à la durée de vie moyenne de l'individu, c'est-à-dire $1 - P_j \Delta t > 0$.

Cette évolution peut être représentée par le schéma de la page suivante :



Ce schéma conduit à une équation du bilan qui s'exprime sous la forme :

$$N_k(t + \Delta t) - N_k(t) = A - B + C$$

A = individus "normaux" qui mutent durant Δt

B = individus "mutants" qui meurent durant Δt

C = nouvelles naissances "mutantes" durant Δt

Ceci donne :

$$\begin{aligned}
 & N_k(t + \Delta t) - N_k(t) = \\
 & = [n_k - N_k(t)] \cdot [1 - P_d \Delta t] \cdot P_\mu \Delta t - N_k(t) \cdot P_d \Delta t + \\
 & + n_k P_b \Delta t \cdot \sum_{j=1}^m c_{kj} \{ (1 - p_k) p_j + p_k (1 - p_j) + p_k p_j \}
 \end{aligned}$$

(I.2)

La dernière expression du membre de droite de l'équation (I.2) représente le nombre des naissances mutantes dans D_k provenant respectivement :

d'une mère "normale" dans D_k et d'un père "mutant" dans D_j :

$$n_k P_b \Delta t c_{kj} (1-p_k) p_j$$

d'une mère "mutante" dans D_k et d'un père "normal" dans D_j :

$$n_k P_b \Delta t c_{kj} p_k (1-p_j)$$

d'une mère "mutante" dans D_k et d'un père "mutant" dans D_j :

$$n_k P_b \Delta t c_{kj} p_k p_j$$

En divisant les deux membres de l'équation (I.2) par $n_k \Delta t$ et en faisant tendre Δt vers zéro, nous obtenons pour le membre de gauche :

$$\frac{1}{n_k} \frac{dN_k}{dt} = \frac{d}{dt} \left(\frac{N_k(t)}{n_k} \right) = \dot{p}_k(t)$$

et l'équation (I.2) prend la forme :

$$\dot{p}_k(t) = (1-p_k) P_p - P_d p_k + P_b \sum_{j=1}^m c_{kj} \{ p_k + p_j - p_k p_j \} \quad (\text{I.3})$$

Compte tenu de (I.1) $\sum_{j=1}^m c_{kj} = 1$, et de l'hypothèse d)

$P_b = P_d$, l'équation (I.3) s'écrit finalement :

$$\dot{p}_k(t) = (1-p_k) \left\{ P_p + P_b \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j \right\} = f_k[\{p_j\}] \quad (\text{I.4})$$

En conclusion, nous devons trouver une solution du système d'équations (I.3) ou (I.4) satisfaisant à :

- i) La condition initiale $p_k(t)_{t=0} = p_k^0 \quad \forall k$
- ii) La condition physique pour tout $t \in [0, \infty[$, $0 \leq p_k(t) \leq 1 \quad \forall k$
- iii) La condition que $p_k(t)$ doit appartenir à une certaine classe de fonctions (p. ex. $p_k \in \mathcal{C}^1 [0, \infty[$)

4. Existence et Unicité de Solutions (*)

Le système (I.4) est de la forme : $\dot{p}_k(t) = f_k[\{p_j\}]$

(*) Nous reviendrons sur cette question d'une manière plus détaillée dans le chapitre II (paragraphe 9).

Puisque $f_{\kappa}[\{p_j\}]$ est un polynôme en $\{p_j\}$, il satisfait à une condition de type de Lipschitz, dans le voisinage de $\{p_j^0\}$. De cette propriété, nous pouvons conclure qu'il existe une solution du système (I.4), univoquement définie par la condition $\{p_j(t=0)\} = \{p_j^0\}$.

De plus, nous montrerons dans le chapitre suivant, et ceci dans un cas plus général, que si la solution de notre système est initialement "physique", elle reste "physique" à tout instant ultérieur. Autrement dit, si $0 \leq p_{\kappa}^0 \leq 1 \quad \forall \kappa$, alors $0 \leq p_{\kappa}(t) \leq 1$ à tout instant $t \geq 0$ pour tout κ .

5. Points Stationnaires

Les points stationnaires du système :

$$\dot{p}_{\kappa} = (1 - p_{\kappa}) \left(P_{\kappa} + P_b \sum_{j=1}^m c_{\kappa j} p_j \right) = f_{\kappa}(\{p_j\}) \quad (\text{I.4})$$

sont les solutions du système :

$$f_{\kappa}(\{p_j\}) = 0 \quad \text{pour tout } \kappa \quad (\text{I.5})$$

La condition $0 \leq p_j(t) \leq 1$ de même que la définition des $c_{\kappa j}$ ($c_{\kappa j} \geq 0$, $\sum_j c_{\kappa j} = 1$) conduisent à :

$$P_{\kappa} + P_b \sum_{j=1}^m c_{\kappa j} p_j \geq 0 \quad (\text{I.6})$$

Ainsi, pour étudier les points stationnaires, satisfaisant la condition $0 \leq p_{\kappa} \leq 1$ pour tout κ , il est nécessaire de considérer séparément les deux cas $P_{\kappa} \neq 0$ et $P_{\kappa} = 0$

1. Si $P_{\kappa} \neq 0$, alors $\bar{p}_j = 1$ pour tout $j \in \Omega$ où $\Omega = \{1, 2, \dots, m\}$
2. Si $P_{\kappa} = 0$, les points stationnaires dépendent des valeurs des coefficients $c_{\kappa j}$

i) si tous les $c_{\kappa j}$ sont strictement positifs il n'y aura que deux points stationnaires

a) $\bar{p}_j = 1$ pour tout $j \in \Omega$

b) $\bar{p}_j = 0$ pour tout $j \in \Omega$

ii) Dans le cas où les c_{kj} ne sont pas tous strictement positifs il existe un point stationnaire tel que $\bar{p}_k \neq 1$ pour $k \in \mathcal{K} \subset \Omega$ si et seulement si $c_{ki} = 0$ pour tout $k \in \mathcal{K}$ et $i \notin \mathcal{K}$.

En introduisant $\mathcal{J} = \{j \in \mathcal{K}; \exists k \in \mathcal{K} \text{ tel que } c_{kj} \neq 0\}$ nous aurons :

$$\bar{p}_j = 0 \quad \text{si } j \in \mathcal{J}$$

$$\bar{p}_k = \text{indéterminé si } k \in \mathcal{K}/\mathcal{J}, \mathcal{K}/\mathcal{J} = \{k \in \mathcal{K}; c_{k'k} = 0 \forall k' \in \mathcal{K}\}$$

c)

$$\bar{p}_i = \begin{cases} \text{soit } 0 \\ \text{soit indéterminé} \\ \text{soit } 1 \end{cases} \quad \text{si } i \notin \mathcal{K}$$

En conséquence nous avons d'une part les points stationnaires,

$$\bar{p}_k = 1 \quad \forall k \in \Omega \quad (\mathcal{K} = \emptyset)$$

$$\bar{p}_k = 0 \quad \forall k \in \Omega \quad (\mathcal{K} = \Omega)$$

et de plus s'il existe \mathcal{K} ($\mathcal{K} \neq \emptyset, \mathcal{K} \neq \Omega$) tel que $c_{ki} = 0 \quad \forall k \in \mathcal{K}, \quad \forall i \notin \mathcal{K}$ alors il existe une ou plusieurs familles de points stationnaires définie par c).

En renumérotant les régions D_k de façon telle que :

$$\bar{p}_j = 0 \quad \text{si } j \in \{1, 2, \dots, r\}$$

$$\bar{p}_k = \text{indéterminé si } k \in \{r+1, r+2, \dots, s\}$$

$$\bar{p}_i = \begin{cases} \text{soit } 0 \\ \text{soit indéterminé} \\ \text{soit } 1 \end{cases} \quad \text{si } i \in \{s+1, s+2, \dots, m\}$$

le système différentiel

$$\dot{p}_k = (1 - p_k) P_b \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j \quad (\text{I.4})'$$

devient :

$$\dot{\rho}_j = (1 - \rho_j) P_b \sum_{i=1}^m c_{ji} \rho_i \quad j, i \in \mathcal{J} \quad (\text{I.4})''$$

$$\dot{\rho}_{j'} = (1 - \rho_{j'}) P_b \sum_{i=1}^m c_{ji} \rho_i \quad j' \notin \mathcal{J} \quad (\text{I.4})'''$$

On remarque que le système (I.4)'' est complètement indépendant du système (I.4)''' puisqu'il ne contient pas de termes en ρ_i $i \notin \mathcal{J}$. Par contre le système (I.4)''' peut contenir des termes en ρ_j $j \in \mathcal{J}$.

Pour terminer ce paragraphe nous allons brièvement discuter la stabilité des points stationnaires. Pour ce faire, nous utilisons le théorème de Liapounov (chap. III, 2), qui nous conduit à évaluer la matrice :

$$\left(\frac{\partial f_k}{\partial \rho_j} \right)$$

au point stationnaire de (I.4).

$$\text{De } \left. \frac{\partial f_k}{\partial \rho_j} \right|_{\rho_i = \bar{\rho}_i} = (1 - \bar{\rho}_k) P_b c_{kj} - [P_j + P_b \sum_{i=1}^m c_{ki} \bar{\rho}_i] \delta_{kj}$$

nous obtenons :

$$\text{dans le cas 1)} \quad P_j \neq 0 \quad \bar{\rho}_j = 1 \quad , \text{ pour tout } j \in \Omega$$

$$\left. \frac{\partial f_k}{\partial \rho_j} \right|_{\rho_i = 1} = - (P_j + P_b) \delta_{kj}$$

Ainsi, les valeurs propres de la matrice $\left(\frac{\partial f_k}{\partial \rho_j} \right)_{\rho_i = 1}$ étant réelles et négatives, le point stationnaire $\bar{\rho}_j = 1$ est asymptotiquement stable.

Dans le cas 2) $P_j = 0$ nous étudions séparément les points stationnaires a), b), c)

$$\text{i) } \underline{P_j = 0 \text{ avec } c_{kj} > 0 \quad \forall \quad k, j \in \Omega}$$

- Le point $\bar{p}_j = 1$ pour tout j est asymptotiquement stable pour les mêmes raisons que précédemment.
- Au point stationnaire $\bar{p}_j = 0$ pour tout j , nous avons :

$$\left. \frac{\partial f_k}{\partial p_j} \right|_{p_i=0} = P_b c_{kj}$$

La matrice (c_{kj}) étant stochastique $(\sum_{j=1}^m c_{kj} = 1)$ possède la valeur propre $+1$. On en conclut que le point stationnaire $\bar{p}_j = 0$ n'est pas stable.

Nous pouvions nous attendre à un tel résultat puisque, pour toute perturbation $p_j = \varepsilon_j$ en $t = t_0$ pour certains j , la condition de croissance monotone $\dot{p}_j > 0$, (voir paragraphe suivant), conduit à la conclusion que le système s'éloigne de l'origine pour $t > t_0$.

ii) $P_c = 0$ avec $c_{ki} = 0$ pour tout $k \in \mathcal{K}$ et $i \notin \mathcal{K}$.

Comme nous avons remarqué précédemment dans ce cas, le système différentiel (I.4)' peut être considéré comme l'ensemble des systèmes (I.4)'', (I.4)'''. Puisque (I.4)'' est complètement indépendant de (I.4)''', on peut étudier la stabilité de ces points stationnaires indépendamment de celle de points stationnaires de (I.4)'''.

Nous aurons

$$\text{pour } j \in \mathcal{J} \quad \bar{p}_j = 0, \quad \left. \frac{\partial f_j}{\partial p_\alpha} \right|_{p_i=0} = \begin{cases} P_b c_{j\alpha} & \text{si } \alpha \in \mathcal{J} \\ 0 & \text{si } \alpha \notin \mathcal{J} \end{cases}$$

La matrice $(c_{j\alpha})$ étant stochastique possède la valeur propre $+1$. Ainsi le point stationnaire $\bar{p}_j = 0 \quad \forall j \in \mathcal{J}$ n'est pas stable.

En conséquence tout point stationnaire défini par c) n'est pas stable.

6. Croissance Monotone

Des expressions (I.4) et (I.6) du paragraphe précédent, nous concluons que :

$$\dot{\rho}_j \geq 0 \quad \text{pour tout } j \in \Omega$$

dans le domaine où la condition physique est satisfaite. Il s'ensuit donc que $\rho_j(t)$ est une fonction monotone croissante dans le domaine qui nous intéresse.

En conséquence, dans les cas où soit $P_j \neq 0$, soit $P_j = 0$, $\rho_j(t)$ croît à partir de ρ_j^0 pour atteindre asymptotiquement l'unité. (Fig. 1).

7. Propriété

Nous allons montrer dans ce paragraphe que si à l'instant initial t_0 , la densité est uniforme, c'est-à-dire $\rho_j(t_0) = \rho^0$ quel que soit j , alors elle reste uniforme à tout instant ultérieur : $\rho_j(t) = \rho(t)$ quel que soit j .

En effet, $\rho_j(t) = \rho(t)$ pour tout t , avec $\rho(t)$ solution de l'équation :

$$\dot{\rho} = (1-\rho) (P_j + P_b \rho) \quad (\text{I.7})$$

est une solution de l'équation (I.4) satisfaisant les conditions initiales

$$\rho_j(t_0) = \rho^0 \quad \text{pour tout } j.$$

En vertu de l'unicité de la solution discutée au 4, nous avons la solution du problème; ce qui démontre l'affirmation ci-dessus.

$$\forall j \in \Omega \quad \rho_j(t) = \rho(t) = \frac{-\lambda + b e^{\alpha t}}{1 + b e^{\alpha t}} \quad \text{où} \quad \begin{cases} \lambda = P_j/P_b \\ b = \frac{\rho^0 + \lambda}{1 - \rho^0} \\ \alpha = P_j + P_b \end{cases} \quad (\text{I.8})$$

Le graphe de $\rho(t)$ est représenté sur la Fig. 1 :

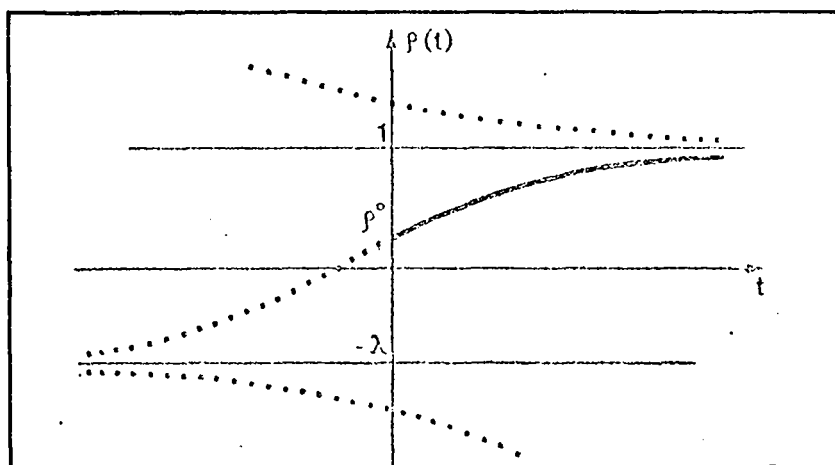


Fig. 1

Evolution de la densité $\rho_j(t) = \rho(t) \quad \forall j \in \Omega$. Les branches en pointillé ne sont pas physiques.

8. Remarque

Dans le cas particulier où $\rho_j(t) = \rho(t)$ pour tout j et à tout instant, $\rho(t)$ est la solution de l'équation (I.7). De plus, si $P_j = 0$ (I.7) prend la forme de l'équation de Verhulst :

$$\dot{n} = \frac{\alpha}{n_s} \cdot n (n_s - n) \quad \begin{cases} n = n(t) \text{ population à l'instant } t \\ n_s = \text{population de saturation.} \end{cases}$$

En effet, si l'on pose $\rho = \frac{n}{n_s}$ l'équation ci-dessus devient :

$$\dot{\rho} = \alpha \rho (1 - \rho)$$

qui est l'équation (I.7) avec $P_j = 0$ et $P_b = \alpha$.

9. Résultats et Conclusions

L'ensemble des résultats obtenus dans les paragraphes précédents peuvent être résumés dans le théorème suivant.

Théorème

Pour toute condition initiale $p_j(t_0) = p_j^0$ satisfaisant la condition physique $0 \leq p_j^0 \leq 1$, le système (I.4) décrivant l'évolution de la mutation possède une solution univoquement définie par les conditions initiales satisfaisant la condition physique à tout instant $t \geq t_0$, qui, de plus, est une fonction monotone croissante du temps. Dans le cas où soit $P_\mu \neq 0$ soit $P_\mu = 0$, le système possède un point stationnaire stable \bar{p} et un seul dans le domaine considéré défini par : $\bar{p}_j = 1$ pour tout j .

Au terme de ce travail nous pouvons dire :

1. Le résultat important de l'analyse de ce modèle est que $\lim_{t \rightarrow \infty} p_j(t) = 1 \quad \forall j$. Autrement dit, à l'équilibre, toute la population sera mutante.

Cette conclusion peu vraisemblable du point de vue biologique est une conséquence directe des hypothèses introduites. En effet : un individu normal peut muter (hyp. b) et une fois muté, il le reste jusqu'à sa mort (hyp. a). D'autre part, un enfant naîtra mutant si au moins l'un de ses deux parents est mutant (hyp. c). De plus, la population totale dans chaque région D_k reste constante au cours du temps (hyp. d). Ainsi, dans le modèle tel qu'il est formulé, on favorise la population de "mutants" au détriment de celle de "normaux". On peut se rendre compte de la disparition progressive de la population normale déjà au niveau des hypothèses,

sans pour autant recourir à la démarche mathématique. Ce modèle pourrait éventuellement s'appliquer au cas d'une mutation de caractère dominant et en même temps favorable à l'individu. Ceci n'est cependant qu'un cas particulier.

2. Le fait de ne pas tenir compte des conditions écologiques souvent variables d'une région à l'autre, constitue une insuffisance du modèle. Nous avons en effet défini P_r , P_b , P_d invariables dans D .

Finalement ce modèle est peu réaliste; et il faut le considérer comme une première approche à notre problème. Le chapitre suivant sera consacré à l'élaboration d'un modèle plus général et plus proche de la réalité. Nous y tiendrons notamment compte des conditions écologiques dans D_k .

CHAPITRE II

MODELE ECOLOGIQUE

1. Idées Générales

L'objet de ce chapitre sera la formulation et l'analyse d'un modèle plus général.

Comme exposé à la fin du paragraphe précédent, (Chapitre I) nous tiendrons compte dans ce modèle des conditions écologiques qui diffèrent d'une région à l'autre. Les diverses probabilités P_{α} sont alors remplacées par P_{α}^{κ} , l'indice κ se rapportant à la région D_{κ} . De plus les P_{α}^{κ} sont supposés fonctions du temps.

Le fait qu'une même mutation puisse se révéler "favorable", "défavorable" ou "indifférente" suivant la région, nous entraîne à définir deux probabilités différentes de décès P_d^{κ} et $P_d^{\kappa'}$ respectivement attribuées aux "normaux" et aux "mutants". Un exemple de ce phénomène, nous est donné par le cas de la mutation de la "Phalène de Bouleau". (Voir appendice).

Finalement nous incluerons dans ce modèle écologique un certain nombre de phénomènes que nous avons négligés dans le modèle préliminaire : ce sont les phénomènes de rétro-mutation, la variation de la population au cours du temps, et les processus de migrations.

2. Définition du Modèle

Le modèle écologique que nous allons étudier sera défini par les processus suivants :

- a) Un individu "mutant" de D_{κ} , peut devenir "normal".
(Rétromutation spontanée).
- b) Un individu "normal" de D_{κ} , peut devenir "mutant".
(Mutation spontanée).

- c) La probabilité qu'un enfant naissant dans D_k soit "mutant" sera respectivement P_0^* , P_1^* , P_2^* suivant qu'aucun des parents, l'un ou les deux parents sont "mutants".
- d) La population totale n_k dans chaque région D_k est variable dans le temps.
- e) Une naissance dans D_k provient d'une mère appartenant à D_k alors que le père peut être issu de toute autre région D_j .
- f) Le taux de décès des "normaux" est en général différent de celui des "mutants", autrement dit, la mutation peut être "favorable", "indifférente", ou "défavorable".
- g) Tout individu de D_k peut émigrer ou immigrer.

3. Notations et Hypothèses

P_b^* = Probabilité de naissance dans D_k .

P_d^* = Probabilité de décès dans D_k pour les "normaux".

$P_{d'}^*$ = Probabilité de décès dans D_k pour les "mutants".

P_{μ}^* = Probabilité de mutation spontanée dans D_k .

P_r^* = Probabilité de rétro-mutation spontanée dans D_k .

P_e^* = Probabilité qu'un individu de D_k , émigre ailleurs.

r_{kj} = Probabilité qu'un individu de D_j , immigrer dans D_k .

$$P_e^* = \sum_{j \neq k}^m r_{jk} \quad (\text{II.1})$$

Les probabilités ci-dessus sont définies par unité de temps et par individu.

P_0^* = Probabilité qu'une naissance dans D_k soit "mutante" si les deux parents sont "normaux".

P_1^* = Probabilité qu'une naissance dans D_k soit "mutante" si l'un des deux parents est "mutant" (P_1^* indép. du sexe).

P_2^* = Probabilité qu'une naissance dans D_k soit "mutante" si les deux parents sont "mutants".

c_{kj} = Probabilité qu'une naissance dans D_k soit due à un père issu de D_j ; d'où

$$\sum_{j=1}^m c_{kj} = 1 \quad (\text{II.2})$$

Hypothèse

Les P_α^* , r_{kj} et c_{kj} sont des fonctions du temps de classe \mathcal{C}^∞ , ils sont supposés connus et constituent les paramètres du modèle.

$N_k(t)$ = nombre des "mutants" dans D_k à l'instant t .

$n_k(t)$ = nombre total d'individus (normaux + mutants) dans D_k à l'instant t .

$\rho_k(t) = \frac{N_k(t)}{n_k(t)}$ = densité des "mutants" dans D_k à l'instant t .
= probabilité qu'un individu tiré au hasard dans D_k , à l'instant t , soit mutant.

$N_k(t)$, $n_k(t)$, $\rho_k(t)$ sont les inconnues du problème.

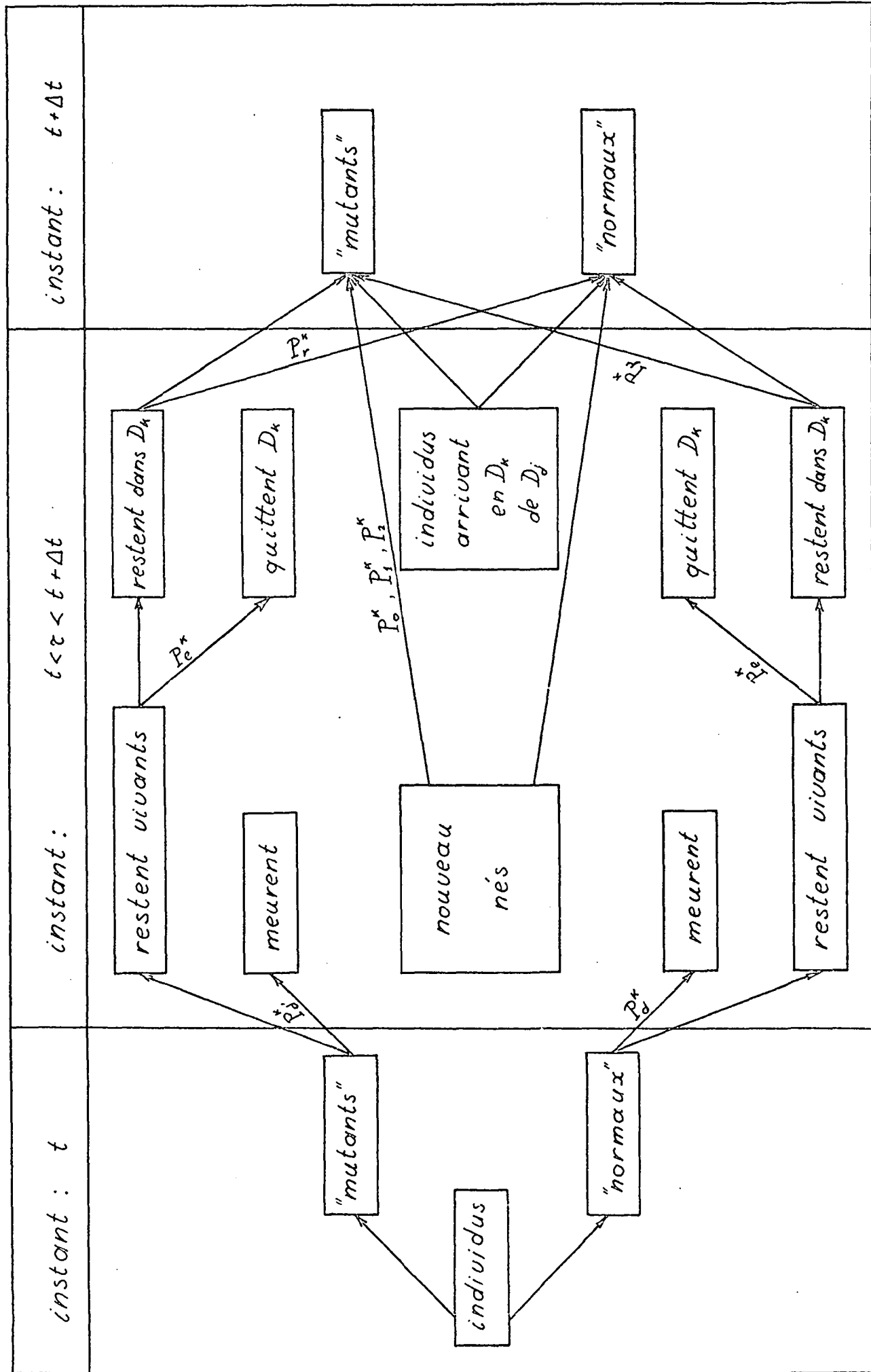
Note

Une mutation dans la région D_k sera dite "défavorable", "indifférente", ou "favorable", si l'on a respectivement $P_{d'}^* - P_d^* > 0$, $P_{d'}^* - P_d^* = 0$, $P_{d'}^* - P_d^* < 0$.

Ainsi les notions de "défavorable", "indifférent" et "défavorable" sont uniquement définies par rapport à l'espérance de vie d'un individu et sans autre relation avec l'espèce étudiée. Nous verrons dans l'appendice que ces définitions ont un sens biologique.

4. Evolution de la Mutation dans D_k : Schéma de Référence

Considérons l'évolution de la population dans la région durant l'intervalle $(t, t + \Delta t)$. Cette évolution peut être représentée par le schéma de la page suivante.



5. Evolution de la Mutation dans D_k . Formulation Mathématique.

A partir du schéma de référence, nous obtenons immédiatement le bilan décrivant l'évolution $N_k(t)$ de "mutants" dans D_k :

$$N_k(t+\Delta t) - N_k(t) = A - B - C - D + E + F = G \quad (\text{II.3})$$

où A , B , C , D , E , F représentent respectivement :

A = individus "normaux" dans D_k qui ne sont pas morts, qui ont muté (mutation spontanée) et n'ont pas quitté D_k durant $(t, t+\Delta t)$:

$$A = [n_k(t) - N_k(t)] \cdot [1 - P_d^* \Delta t] P_r^* \Delta t [1 - P_e^* \Delta t]$$

B = individus "mutants" dans D_k qui meurent durant $(t, t+\Delta t)$:

$$B = N_k(t) P_d^* \Delta t$$

C = individus "mutants" qui ne sont pas morts et qui ont quitté D_k durant $(t, t+\Delta t)$:

$$C = N_k(t) [1 - P_d^* \Delta t] P_e^* \Delta t$$

D = individus "mutants" dans D_k qui ne sont pas morts, sont devenus "normaux" (rétromutation) et n'ont pas quitté D_k durant $(t, t+\Delta t)$:

$$D = N_k(t) [1 - P_d^* \Delta t] P_r^* \Delta t [1 - P_e^* \Delta t]$$

E = individus "mutants" qui immigrent dans D_k durant $(t, t+\Delta t)$:

$$E = \Delta t \sum_{j \neq k}^m r_{kj} p_j n_j$$

F = nouvelles naissances "mutantes" dans D_k durant $(t, t+\Delta t)$; quatre possibilités sont à envisager :

- Une mère "normale" dans D_k , un père "normal" issu de D_j

$$P_b^* n_k \Delta t c_{kj} P_o^* (1-p_k)(1-p_j)$$

- Une mère "normale" dans D_k , un père "mutant" issu de D_j

$$P_b^* n_k \Delta t c_{kj} P_1^* (1-p_k) p_j$$

- Une mère "mutante" dans D_k , un père "normal" issu de D_j

$$P_b^* n_k \Delta t c_{kj} P_1^* p_k (1-p_j)$$

- Une mère "mutante" dans D_k , un père "mutant" issu de D_j

$$P_b^* n_k \Delta t c_{kj} P_2^* p_k p_j$$

$$F = P_b^* n_k \Delta t \sum_{j=1}^m c_{kj} \{ P_o^* (1-p_k)(1-p_j) + P_1^* (1-p_k) p_j + P_1^* p_k (1-p_j) + P_2^* p_k p_j \}$$

En développant A , B , C , D , E , F en puissances de Δt (II.3) prend la forme :

$$N_k(t + \Delta t) - N_k(t) = G =$$

$$(n_k - N_k) P_{\mu}^* \cdot [\Delta t] - (n_k - N_k) P_{\mu}^* (P_d^* + P_e^*) \cdot [\Delta t]^2 + (n_k - N_k) P_{\mu}^* P_d^* P_e^* \cdot [\Delta t]^3$$

$$- N_k P_{d'}^* \cdot [\Delta t]$$

$$- N_k P_e^* \cdot [\Delta t] + N_k P_e^* P_{d'}^* \cdot [\Delta t]^2$$

$$- N_k P_r^* \cdot [\Delta t] + N_k P_r^* (P_{d'}^* + P_e^*) \cdot [\Delta t]^2 - N_k P_e^* P_{d'}^* P_r^* \cdot [\Delta t]^3$$

$$\begin{aligned}
& + [\Delta t] \cdot \sum_{j \neq k}^m r_{kj} \rho_j n_j \\
& + [\Delta t] \cdot P_b^* n_k \sum_{j=1}^m c_{kj} \left\{ P_o^* + (P_1^* - P_o^*) \rho_k + (P_1^* - P_o^*) \rho_j + (P_2^* - 2P_1^* + P_o^*) \rho_k \rho_j \right\} \quad (\text{II.4})
\end{aligned}$$

Compte tenu de (II.2) $\sum_{j=1}^m c_{kj} = 1$, la dernière expression du membre de droite de (II.4), peut s'écrire :

$$[\Delta t] \cdot P_b^* n_k \left\{ P_o^* + (P_1^* - P_o^*) \rho_k + (P_1^* - P_o^*) \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_j + (P_2^* - 2P_1^* + P_o^*) \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_k \rho_j \right\}$$

En divisant les deux membres de (II.4) par $n_k \cdot \Delta t$ et en faisant tendre Δt vers zéro, le membre de gauche devient :

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{N_k(t+\Delta t) - N_k(t)}{n_k(t) \cdot \Delta t} = \frac{\dot{N}_k}{n_k} \quad (\text{II.5})$$

et le membre de droite :

$$\begin{aligned}
\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{G}{n_k \cdot \Delta t} &= (1 - \rho_k) P_\mu^* - \rho_k P_{d'}^* - \rho_k P_e^* - \rho_k P_r^* + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} \rho_j \frac{n_j}{n_k} \\
&+ P_b^* P_o^* + P_b^* (P_1^* - P_o^*) \rho_k + P_b^* (P_1^* - P_o^*) \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_j \\
&+ P_b^* (P_2^* - 2P_1^* + P_o^*) \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_k \rho_j
\end{aligned}$$

ou encore

$$\begin{aligned}
\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{G}{n_k \cdot \Delta t} &= [P_\mu^* + P_b^* P_o^*] - [P_\mu^* + P_r^* + P_e^* + P_{d'}^* - P_b^* (P_1^* - P_o^*)] \cdot \rho_k \\
&+ P_b^* (P_1^* - P_o^*) \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_j + P_b^* (P_2^* - 2P_1^* + P_o^*) \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_k \rho_j \\
&+ \sum_{j \neq k}^m r_{kj} \rho_j \frac{n_j}{n_k} \quad (\text{II.6})
\end{aligned}$$

En utilisant la relation :

$$\dot{S}_k = \frac{d}{dt} \left[\frac{N_k}{n_k} \right] = \frac{\dot{N}_k}{n_k} - \rho_k \frac{\dot{n}_k}{n_k} \quad \text{l'expression (II.5)}$$

prend la forme :

$$\frac{\dot{N}_k}{n_k} = \dot{\rho}_k + \rho_k \frac{\dot{n}_k}{n_k}$$

d'où l'on a l'expression finale de l'équation (II.4) :

$$\dot{\rho}_k + \rho_k \frac{\dot{n}_k}{n_k} = \alpha^k - \beta^k \rho_k + \gamma^k \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_j + \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_k \rho_j + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} \rho_j \frac{n_j}{n_k}$$

$$\frac{\dot{n}_k}{n_k} = F_k$$

$$\alpha^k = P_f^* + P_b^* P_o^*$$

où

$$\beta^k = P_f^* + P_r^* + P_e^* + P_{d'}^* - P_b^* (P_i^* - P_o^*)$$

$$\gamma^k = P_b^* (P_i^* - P_o^*) \quad (\text{II.7})$$

$$\delta^k = P_b^* (P_2^* - 2P_1^* + P_o^*)$$

$\alpha^k, \beta^k, \gamma^k, \delta^k$ sont fonctions du temps de classe \mathcal{C}^∞

L'équation (II.7) peut être mise sous la forme :

$$\dot{\rho}_k - \alpha^k + \beta^k \rho_k - \gamma^k \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_j - \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} \rho_k \rho_j = - \frac{\dot{n}_k}{n_k} \rho_k + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} \rho_j \frac{n_j}{n_k} \quad (\text{II.7})'$$

Le membre de gauche de (II.7') est fonction des $\dot{\rho}_k, \{\rho_j\}$ et des paramètres, tandis que le membre de droite contient deux termes dont l'un représente l'évolution de la population totale dans D_k et l'autre tient compte des immigrations des "mutants" dans cette même région.

Cette formulation montre clairement que l'évolution de la mutation est étroitement liée à la dynamique de populations et au phénomène des migrations.

Dans plusieurs modèles de génétique de populations, pour simplifier le problème, on suppose que le nombre total d'individus dans chaque région reste constant au cours du temps. Sous cette hypothèse, le terme décrivant la variation de la population disparaît. Toutefois dans le cas général, la mutation n'est pas indépendante de la dynamique de population, contrairement à ce que pourraient penser certains biologistes.

Dans le prochain paragraphe, nous rappelons brièvement quelques modèles classiques de dynamique de populations. Nous formulerons dans la suite un modèle mieux adapté à l'objectif de notre étude.

6. Quelques Modèles de Dynamique de Populations (*)

Vers la fin du XVIII^e siècle, Thomas Robert Malthus [7] formule le premier modèle de dynamique de population. Il considère qu'en l'absence de toute restriction, la population d'un pays varie suivant la loi :

$$\frac{\dot{n}}{n} = k \quad \text{Malthus (1798)}$$

k = constante de proportionnalité indépendante du temps.

Verhulst [8] modifie l'équation de Malthus, en tenant compte de la limitation de ressources d'une société donnée. Il postule que l'accroissement de la population est proportionnel au produit de la population existante par la différence entre les ressources disponibles et la quantité de ressources effectivement utilisées. Cette restriction implique que la popula-

(*) Tiré du livre de : E.W. Montroll et W. Badge [11] .

tion ne peut pas croître au-delà d'une valeur limite : la "population de saturation" n_s .

Ceci s'exprime par :

$$\frac{\dot{n}}{n} = k (n_s - n) \quad \text{Verhulst (1845)}$$

Vingt ans auparavant, Gompertz [9] avait proposé l'équation :

$$\frac{\dot{n}}{n} = -k \ln\left(\frac{n}{n_s}\right) \quad \text{Gompertz (1825)}$$

Il faut cependant relever que cette formule a été initialement appliquée à l'étude de taux de mortalité plutôt qu'à celui de croissance démographique.

Dernièrement, E.W. Montroll [10] a formulé l'équation :

$$\frac{\dot{n}}{n} = k \left[1 - \left(\frac{n}{n_s} \right)^V \right] \frac{1}{V} \quad \text{Montroll (1971)}$$

qui est une généralisation des deux lois précédentes. En effet, pour $V = 1$, on a la loi de Verhulst alors que pour $V \rightarrow 0$, nous retrouvons celle de Gompertz. Sur la figure 2, à la page suivante, qui est empruntée à l'ouvrage de E.W. Montroll et W. Badge [11], nous avons le graphe de $f(t) = \frac{n(t)}{n_s}$ en fonction de kt .

L'objet de notre étude étant différent, nous ne pouvons appliquer aucune de ces lois sous leur forme proposée, mais plutôt que de les modifier, nous allons décrire la dynamique de la population à partir d'un bilan analogue à celui introduit pour l'évolution de la mutation. Ceci fera l'objet de notre prochain paragraphe.

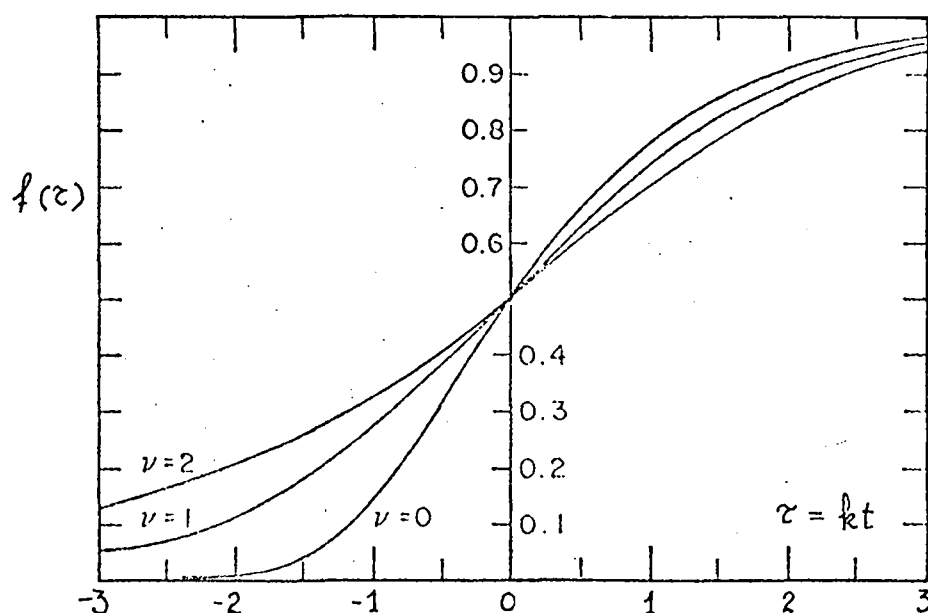


Fig. 2

Evolution de $f(t) = \frac{n(t)}{n_s}$; $n(t)$ étant la solution de l'équation de Montroll.

7. Evolution de la Population dans D_k : Formulation Mathématique.

Le schéma du paragraphe 4 conduit à une équation de bilan du type :

$$n_k(t+\Delta t) - n_k(t) = \alpha - b - c - d + e \quad (\text{II.8})$$

où α , b , c , d , e représentent respectivement :

α = nouvelles naissances dans D_k durant $(t, t+\Delta t)$

$$\alpha = P_b^* \cdot n_k \cdot \Delta t$$

b = individus "normaux" qui meurent dans D_k durant $(t, t+\Delta t)$

$$b = (n_k - N_k) P_d^* \cdot \Delta t$$

c = individus "mutants" qui meurent dans D_k durant $(t, t+\Delta t)$

$$c = N_k P_d^* \Delta t$$

d = individus quittant D_k durant $(t, t+\Delta t)$

$$d = n_k P_e^* \Delta t$$

e = individus immigrant dans D_k durant $(t, t+\Delta t)$

$$e = \Delta t \sum_{j \neq k}^m r_{kj} n_j$$

En divisant les deux membres de (II.8) par $n_k \Delta t$ et en faisant tendre Δt vers zéro, nous obtenons l'équation :

$$\frac{\dot{n}_k}{n_k} = \theta^k - \epsilon^k \rho_k + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} \frac{n_j}{n_k}$$

$$\begin{aligned} \theta^k &= P_b^k - P_d^k - P_e^k \\ \epsilon^k &= P_{d'}^k - P_d^k \end{aligned} \quad \text{ou} \quad (II.9)$$

L'équation (II.9) représente l'évolution de la population totale dans la région D_k . Etant donné que les paramètres de cette équation sont fonctions du temps, le facteur de limitation de la population ne figure pas explicitement. Il faut remarquer que l'équation (II.9) décrivant la dynamique de la population sera indépendante des processus de mutations dans le seul cas de mutations indifférentes $P_{d'}^k - P_d^k = 0$.

8. Aspect Final du Modèle

Compte tenu de (II.9) l'équation (II.7) devient :

$$\dot{p}_k = \alpha^k - (\beta^k + \theta^k) p_k + \epsilon^k p_k^2 + \gamma^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j + \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_k p_j + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} (p_j - p_k) \frac{n_j}{n_k}$$

Finalement le modèle sera décrit par un système d'équations de la forme :

$$\dot{p}_k = f_k(t, \{p_j\}, \{n_j\}) = f_k$$

$$\dot{n}_k = g_k(t, \{n_j\}, p_k) = g_k$$

$$f_k = \alpha^k - (\beta^k + \theta^k) p_k + \epsilon^k p_k^2 + \gamma^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j + \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_k p_j + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} (p_j - p_k) \frac{n_j}{n_k}$$

$$g_k = \theta^k n_k - \epsilon^k p_k n_k + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} n_j$$

(II.10)

$$\alpha^k = P_\mu^k + P_b^k P_o^k$$

$$\beta^k = P_\mu^k + P_r^k + P_e^k + P_d^k - P_b^k (P_1^k - P_o^k)$$

où $\gamma^k = P_b^k (P_1^k - P_o^k)$

$$\delta^k = P_b^k (P_2^k - 2P_1^k + P_o^k)$$

$$\epsilon^k = P_{d'}^k - P_d^k$$

$$\theta^k = P_b^k - P_d^k - P_e^k$$

Le système (II.10) est un système différentiel non linéaire, du premier ordre à coefficients variables, formé de $2m$ équations à $2m$ inconnues.

Le but de notre étude sera d'analyser l'existence et les propriétés des solutions de ce système satisfaisant à :

i) La condition initiale $p_k(t)_{t=0} = p_k^0$, $n_k(t)_{t=0} = n_k^0 \neq 0$

ii) La condition physique, pour tout $t \in [0, \infty[$,

$$0 \leq p_k(t) \leq 1, \quad n_k(t) > 0 \quad \forall k$$

iii) La condition que $p_k(t)$, $n_k(t)$ doivent appartenir

à une certaine classe de fonctions (p. ex. $p_k(t), n_k(t) \in \mathcal{C}^1$)

9. Existence et Unicité de Solutions

Comme nous l'avons fait dans le cas du modèle préliminaire, nous commencerons cette analyse du modèle écologique en étudiant l'existence et l'unicité des solutions décrivant l'évolution.

Pour cette étude nous aurons besoin du théorème suivant :

Théorème [12]

Soit

$$\dot{x}_k = F_k(t, x_1, \dots, x_n) = F_k(t, \{x_j\}) \quad k \in \{1, 2, \dots, n\} \quad (I)$$

un système canonique d'équations différentielles ordinaires où les fonctions F_k sont supposées définies et continues dans un certain ouvert Γ de l'espace à $n+1$ dimensions des variables $t, \{x_j\}$. Si les dérivées partielles $\frac{\partial F_k}{\partial x_j}$ existent et sont continues dans Γ alors :

- 1) Pour chaque point $t^\circ, \{x_j^\circ\}$ de l'ouvert Γ , il existe une solution,

$$x_j = \varphi_j(t) \quad \forall j \in \Omega \quad \Omega = \{1, 2, \dots, n\}$$

du système (I), définie sur un certain intervalle de temps $]t_1, t_2[$ contenant le point t° et vérifiant les conditions :

$$\varphi_j(t^\circ) = x_j^\circ \quad \forall j \in \Omega$$

- 2) S'il existe deux solutions :

$$x_j = \varphi_j(t) \quad \forall j \in \Omega \text{ définie, sur l'intervalle }]t_1, t_2[\text{ contenant } t_0 \text{ et}$$

$$\tilde{x}_j = \tilde{\varphi}_j(t) \quad \forall j \in \Omega \text{ définie, sur l'intervalle }]\tilde{t}_1, \tilde{t}_2[\text{ contenant } t_0,$$

du système (I) vérifiant les mêmes conditions initiales

$$\varphi_j(t_0) = \tilde{\varphi}_j(t_0) \quad \forall j \in \Omega$$

alors ces deux solutions coïncident dans l'intervalle du temps $(]t_1, t_2[) \cap (] \tilde{t}_1, \tilde{t}_2[)$ contenant l'instant t_0 .

Appliquons ce théorème au système d'équations (II.10)

$$f_k = \alpha^k - (\beta^k + \theta^k) p_k + \varepsilon^k p_k^2 + \gamma^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j + \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_k p_j + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} (p_j - p_k) \frac{n_j}{n_k}$$

$$g_k = \theta^k n_k - \varepsilon^k p_k n_k + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} n_j$$

$$\frac{\partial f_k}{\partial p_k} = -(\beta^k + \theta^k) + 2\varepsilon^k p_k + c_{kk}(\gamma^k + \delta^k p_k) + \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j - \frac{1}{n_k} \sum_{j \neq k}^m r_{kj} n_j$$

$$\frac{\partial f_k}{\partial p_j} = c_{kj}(\gamma^k + \delta^k p_k) + \frac{1}{n_k} r_{kj} n_j \quad \forall j \neq k$$

$$\frac{\partial f_k}{\partial n_k} = -\frac{1}{n_k^2} \sum_{j \neq k}^m r_{kj} (p_j - p_k) n_j$$

$$\frac{\partial f_k}{\partial n_j} = \frac{1}{n_k} r_{kj} (p_j - p_k) \quad \forall j \neq k$$

$$\frac{\partial g_k}{\partial p_k} = -\varepsilon^k n_k \quad ; \quad \frac{\partial g_k}{\partial n_k} = \theta^k - \varepsilon^k p_k$$

$$\frac{\partial g_k}{\partial p_j} = 0 \quad \forall j \neq k \quad ; \quad \frac{\partial g_k}{\partial n_j} = r_{kj} \quad \forall j \neq k$$

Comme nous avons introduit l'hypothèse que les $\{P_\alpha^k\}$, $\{c_{kj}\}$, $\{r_{kj}\}$ sont des fonctions du temps de classe \mathcal{E}^∞ , il suit que les α^k , β^k , γ^k , δ^k , ε^k , étant des polynômes en P_k^α , sont aussi de classe \mathcal{E}^∞ .

Ainsi pour tout $\kappa = 1, \dots, m$ les fonctions $f_{\kappa}(t, \{p_j\}, \{n_j\})$ et $g_{\kappa}(t, p_{\kappa}, \{n_j\})$ sont des fonctions continues de t , ayant des dérivées partielles par rapport aux variables p_j , n_j , $j = 1, \dots, m$ qui sont aussi des fonctions continues de t . De plus nous voyons facilement que, pour tout $\kappa = 1, \dots, m$ les fonctions f_{κ} , g_{κ} et leurs dérivées par rapport aux variables p_j , n_j , $j = 1, \dots, m$ sont des fonctions continues des variables $\{p_j\}$, $\{n_j\}$ dans l'ouvert Γ défini par :

$$\Gamma = \left\{ t \in]-\infty, +\infty[, \forall j \in \Omega \ p_j \in]-\infty, +\infty[, \forall j \in \Omega \ n_j \in (]-\infty, 0[) \cup (]0, +\infty[) \right\}$$

En conséquence pour tout point de l'ouvert Γ les conditions du théorème ci-dessus sont satisfaites ce qui nous donne le théorème suivant :

Théorème

Pour chaque point $t^{\circ}, \{p_j^{\circ}\}, \{n_j^{\circ}\}$ de l'ouvert Γ défini ci-dessus, il existe une solution et une seule, $p_j(t)$, $n_j(t)$, $j = 1, \dots, m$ définie sur un certain intervalle du temps contenant t_0 et vérifiant les conditions :

$$p_j(t_0) = p_j^{\circ} \quad , \quad n_j(t_0) = n_j^{\circ} \quad j = 1, 2, \dots, m$$

10. Classe de Solutions du Système (II.10)

Les propriétés de différentiabilité de la solution sont obtenues à partir du théorème suivant :

Théorème [12]

Soit :

$$\dot{x}_{\kappa} = F_{\kappa}(t, \{x_j\}) \quad j = 1, 2, \dots, n$$

un système d'équations différentielles ordinaires. Si les fonctions F_{κ} sont p fois continument dérivables par rapport à l'ensemble de variables t, x_1, \dots, x_n alors la so-

lution $x_k(t)$ est de classe \mathcal{C}^{p+1} pour tout $k = 1, 2, \dots, n$

On voit facilement que les $f_k(t, \{p_j\}, \{n_j\})$ et $g_k(t, p_k, \{n_j\})$, c'est-à-dire les seconds membres du système (II.10), sont infiniment dérivables dans tout Γ par rapport à p_j et n_j , $j = 1, \dots, m$. D'autre part les $\alpha^k, \beta^k, \gamma^k, \dots, \{c_{kj}\}, \{r_{kj}\}$ étant supposés de classe \mathcal{C}^∞ , $\frac{\partial f_k}{\partial t}$, $\frac{\partial g_k}{\partial t}$ sont aussi \mathcal{C}^∞ .

En conséquence, pour la solution du modèle écologique (II.10), le théorème ci-dessous est satisfait.

Théorème

Les solutions $p_j(t)$, $n_j(t)$ du système différentiel (II.10) sont des fonctions de classe \mathcal{C}^∞ , univoquement définies par les conditions initiales.

11. Existence de Solutions Physiques

Nous avons montré que pour toutes les conditions initiales dans Γ , le système (II.10) possède une solution de classe \mathcal{C}^∞ univoquement définie par les conditions initiales. Cependant un tel résultat n'est pas suffisant pour le problème qui nous intéresse. En effet, le système différentiel (II.10) représente d'une part l'évolution d'une certaine probabilité $p = \{p_j\}$, ($p_j(t)$ = probabilité qu'un individu dans D_j soit "mutant" au temps t), et d'autre part l'évolution d'une grandeur positive $n = \{n_j\}$, ($n_j(t)$ = population totale dans D_j au temps t). En conséquence, pour que la solution du système (II.10) ait un sens dans le cadre de notre modèle, il est nécessaire que celle-ci satisfasse aux conditions :

$$p_j(t) \in [0, 1] \quad , \quad n_j(t) \in]0, \infty[\quad j = 1, 2, \dots, m$$

Par la suite nous dirons qu'un point $(\{p_j\}, \{n_j\})$ est "physique" s'il satisfait aux conditions ci-dessus.

Le problème que nous devons dès lors envisager est celui de savoir si la solution associée à un état initialement physique reste physique à tout instant ultérieur.

Avant d'aborder le problème de façon rigoureuse, supposons qu'il existe une solution du système (II.10) telle que $n_j(t') = 0$ pour un certain t' et certains j , et examinons la conséquence d'un tel résultat. Ayant introduit p_j comme la densité des mutants $p_j = \frac{N_j}{n_j}$, la valeur de p_j à cet instant t' peut être quelconque ($N_j = n_j = 0$), mais perd toute signification : il n'est pas possible de définir la probabilité qu'un individu soit mutant dans une région D_i ne contenant aucun individu.

D'autre part, dans la dérivation des équations décrivant l'évolution de notre modèle, nous avons explicitement introduit l'hypothèse que $n_k \neq 0$ pour tout $k = 1, \dots, m$ puisque nous avons divisé les deux membres de l'équation du bilan par n_k . De même, nous pouvons dire que le système d'équations (II.10) est équivalent à (II.7) + (II.9). En conséquence le système d'équations (II.10), associé à notre modèle écologique, n'a véritablement de sens que pour autant que les

n_k restent tous strictement positifs; ces conditions apparaissent du reste, dans la définition de l'ouvert Γ caractérisant la classe des conditions initiales admissibles. Il serait par conséquent intéressant de démontrer que les solutions du système considéré sont telles que n_j soit toujours strictement positif, s'il l'est initialement; nous n'avons pas pu obtenir ce résultat dans le cas général mais uniquement sous certaines conditions que nous discuterons par la suite.

Nous allons donc considérer un intervalle de temps $]s_1, s_2[$ contenant t_0 et tel que le système possède une solution satisfaisant la condition $\eta_j(t) > 0$ pour tout $t \in]s_1, s_2[$, et nous démontrerons dans ce cas que la solution ρ_j garde son interprétation physique pour tout $t \in]s_1, s_2[$.

Pour ce faire, nous démontrerons le théorème énoncé ci-dessous.

Théorème

Soit $]s_1, s_2[$ un intervalle de temps contenant t_0 , tel que la solution du système existe et satisfasse la condition $\eta_k(t) > 0$, pour tout $t \in [t_0, s_2[$, alors la condition initiale $\rho_k(t_0) \in [0, 1]$ entraîne $\rho_k(t) \in [0, 1]$ pour tout $t \in [t_0, s_2[$.

Pour la démonstration de ce théorème nous utiliserons le lemme suivant :

Lemme

Soit $\mathcal{P} = \{ \{P_\alpha^k\}, \{c_{kj}\}, \{r_{kj}\} \}$ l'ensemble des paramètres du problème; pour tout $\mu \in \mathcal{P}$ la condition $\mu(t_1) = 0$ entraîne que la première dérivée $\frac{d^n}{dt^n}[\mu]$ non nulle en t_1 est d'ordre pair et positive; de même, la condition $\mu(t_2) = 1$ entraîne que la première dérivée non nulle en t_2 est d'ordre pair et négative.

En effet les paramètres $\mu \in \mathcal{P}$ sont des probabilités, fonctions du temps de classe \mathcal{C}^∞ satisfaisant la condition $\mu(t) \in [0, 1]$. En conséquence, pour tout $\mu \in \mathcal{P}$ la fonction $\mu(t)$ est convexe dans le voisinage de tout point t_1 tel que $\mu(t_1) = 0$, et concave dans le voisinage de tout point t_2 tel que $\mu(t_2) = 1$, ce qui conclut l'affirmation du lemme.

Démonstration du Théorème

Soit Ω l'ensemble des indices, $\Omega = \{1, 2, \dots, m\}$. Comme $p_k(t)$ est une fonction de temps de classe \mathcal{C}^∞ (cf. paragraphe 10), si la condition physique n'est pas satisfaite pour certains $t \in [t_0, t_2]$, alors il existe un instant $t_1 \in [t_0, t_2]$ et une partition de Ω ,

$\Omega = \mathcal{U} \cup \mathcal{V} \cup \mathcal{W}$, tel que $p_k(t) \in]0, 1[\quad \forall t < t_1$ et

- 1) $p_u(t_1) = 0$ pour $u \in \mathcal{U}$
- 2) $p_v(t_1) = 1$ pour $v \in \mathcal{V}$
- 3) $0 < p_w(t_1) < 1$ pour $w \in \mathcal{W}$

Examinons le signe de \dot{p}_k dans ces trois cas :

$$(a) \quad \dot{p}_k = \alpha^k - (\beta^k + \theta^k) p_k + \varepsilon^k p_k^2 + \gamma^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j + \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_u p_j + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} (p_j - p_k) \frac{n_j}{n_k}$$

que nous écrivons sous la forme :

$$(b) \quad \dot{p}_k = \alpha^k + p_k h_k(\{p_j\}, t) + \gamma^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j + \sum_{j \neq k}^m r_{kj} p_j \frac{n_j}{n_k}$$

$$\text{avec} \quad h_k = \left\{ -(\beta^k + \theta^k) + \varepsilon^k p_k + \delta^k \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j - \sum_{j \neq k}^m r_{kj} \frac{n_j}{n_k} \right\}$$

- 1) $p_u(t_1) = 0$ implique :

$$\dot{p}_u(t_1) = \left\{ \alpha^u + \gamma^u \sum_{j \notin \mathcal{U}} c_{uj} p_j + \sum_{j \notin \mathcal{U}} r_{uj} p_j \frac{n_j}{n_u} \right\}_{t=t_1}$$

$$\text{or} \quad \alpha^u(t_1) = \left\{ P_\mu^u + P_b^u P_o^u \right\}_{t=t_1} \geq 0$$

$$r_{uj}(t_1) \geq 0, \quad \gamma^u(t_1) = \left\{ P_b^u (P_1^u - P_o^u) \right\}_{t=t_1}$$

- i) si $\alpha^u(t_1) > 0$ et $\gamma^u(t_1) > 0$ alors $\dot{p}_u(t_1) > 0$

- ii) si $\gamma^u(t_1) < 0$ alors $\left\{ \gamma^u \sum_{j \notin \mathcal{U}} c_{uj} p_j \right\}_{t=t_1} \geq \gamma^u(t_1)$

dans ce cas $\dot{p}_u(t_1) \geq \left\{ \alpha^u + \gamma^u + \sum_{j \notin U} r_{uj} p_j \frac{n_j}{n_u} \right\}_{t=t_1}$

c'est-à-dire $\dot{p}_u(t_1) \geq \left\{ P_\gamma^u + \sum_{j \notin U} r_{uj} p_j \frac{n_j}{n_u} \right\}_{t=t_1} \geq 0$

de plus $\dot{p}_u(t_1) = 0$ si $\begin{cases} P_\gamma^u(t_1) = P_1^u(t_1) = P_0^u(t_1) = 0, & r_{uj}(t_1) = 0 \quad \forall j \notin U \quad (A) \\ P_\gamma^u(t_1) = P_0^u(t_1) = 0 = c_{uj}(t_1) = r_{uj}(t_1) & \forall j \notin U \quad (B) \end{cases}$

Si $\dot{p}_u(t_1) = 0$ nous devons calculer les dérivées d'ordre supérieur. Nous calculons ces dérivées à partir de la forme (b) de \dot{p}_u

$$\begin{aligned} \ddot{p}_u(t_1) = & \left\{ \alpha^u + \dot{p}_u h_u + p_u \dot{h}_u + \gamma^u \sum_{j \notin U} c_{uj} p_j + \gamma^u \sum_{j \notin U} \frac{d}{dt} (c_{uj} p_j) \right. \\ & \left. + \sum_{j \notin U} \dot{r}_{uj} p_j \frac{n_j}{n_u} + \sum_{j \notin U} r_{uj} \frac{d}{dt} \left(p_j \frac{n_j}{n_u} \right) \right\}_{t=t_1} \end{aligned}$$

En tenant compte du lemme (*) démontré précédemment, nous voyons que dans les deux cas (A) et (B) $\ddot{p}_u(t_1) = 0$

Calculons donc $\ddot{p}_u(t_1)$

$$\begin{aligned} \ddot{p}_u(t_1) = & \left\{ \ddot{\alpha}^u + \ddot{p}_u h_u + 2 \dot{p}_u \dot{h}_u + p_u \ddot{h}_u + \ddot{\gamma}^u \sum_{j \notin U} c_{uj} p_j + 2 \dot{\gamma}^u \sum_{j \notin U} \frac{d}{dt} (c_{uj} p_j) + \right. \\ & \left. + \gamma^u \sum_{j \notin U} \frac{d^2}{dt^2} (c_{uj} p_j) + \sum_{j \notin U} \ddot{r}_{uj} p_j \frac{n_j}{n_u} + 2 \sum_{j \notin U} \dot{r}_{uj} \frac{d}{dt} \left(p_j \frac{n_j}{n_u} \right) + \sum_{j \notin U} r_{uj} \frac{d^2}{dt^2} \left(p_j \frac{n_j}{n_u} \right) \right\}_{t=t_1} \end{aligned}$$

(*) Si $P_\alpha^u(t) = 0$ alors $\dot{P}_\alpha^u(t_1) = 0$ il en est de même pour les c_{uj} et r_{uj} .

On voit facilement que :

dans le cas A) $\ddot{p}_u(t_1) = \{\ddot{\alpha}^u + \ddot{\gamma}^u \sum_{j \notin \mathcal{U}} c_{uj} p_j + \sum_{j \notin \mathcal{U}} \ddot{r}_{uj} p_j \frac{n_j}{n_u}\}_{t=t_1} \geq 0$

dans le cas B) $\ddot{p}_u(t_1) = \{\ddot{\alpha}^u + \ddot{\gamma}^u \sum_{j \notin \mathcal{U}} \ddot{c}_{uj} p_j + \sum_{j \notin \mathcal{U}} \ddot{r}_{uj} p_j \frac{n_j}{n_u}\}_{t=t_1} \geq 0$

D'une façon analogue, nous montrons que si $\frac{d^{2n}}{dt^{2n}} [p_u(t_1)] = 0$
alors $\frac{d^{2n+1}}{dt^{2n+1}} [p_u(t_1)] \geq 0$

Ceci signifie que s'il existe t_1 tel que $p_u(t_1) = 0$ $u \in \mathcal{U}$
pour $t > t_1$, $t \in [t_0, t_2[$, $p_u(t)$ ne peut pas devenir négatif.

2) $p_v(t_1) = 1$ implique

$$\dot{p}_v(t_1) = \{\alpha^v - (\beta^v + \theta^v) + \varepsilon^v + (\gamma^v + \delta^v) \sum_{j \notin \mathcal{U}} c_{vj} p_j + \sum_{j \neq v}^m r_{vj} (p_j - 1) \frac{n_j}{n_v}\}_{t=t_1}$$

Compte tenu des expressions des $\alpha^v, \beta^v, \gamma^v, \delta^v, \varepsilon^v, \theta^v$

$$\dot{p}_v(t_1) = - \{P_r^v + P_b^v(1 - P_1^v) - P_b^v(P_2^v - P_1^v) \sum_{j \notin \mathcal{U}} c_{vj} p_j + \sum_{j \neq v} r_{vj} (1 - p_j) \frac{n_j}{n_v}\}_{t=t_1}$$

et nous avons $\dot{p}_v(t_1) \leq 0$

en effet si $P_2^v(t_1) < P_1^v(t_1)$ alors $\dot{p}_v(t_1) \leq 0$

si $P_2^v(t_1) > P_1^v(t_1)$ alors $\dot{p}_v(t_1) \leq - \{P_r^v + P_b^v(1 - P_2^v) + \sum_{j \neq v} r_{vj} (1 - p_j) \frac{n_j}{n_v}\}_{t=t_1} \leq 0$

de plus $\dot{p}_v(t_1) = 0$ si $\begin{cases} 1 = P_1^v(t_1) = P_2^v(t_1), P_r^v(t_1) = 0, r_{vj}(t_1) = 0 \\ \text{ou} \\ P_r^v(t_1) = 0, P_1^v(t_1) = 1, c_{vj}(t_1) = r_{vj}(t_1) = 0 \end{cases}$

Nous pouvons montrer d'une façon analogue à celle indiquée précédemment, que :

$$\text{si } \frac{d^{2n}}{dt^{2n}} [\rho_v(t)] = 0 \quad \text{alors} \quad \frac{d^{2n+1}}{dt^{2n+1}} [\rho_v(t_1)] \leq 0$$

Ceci signifie que s'il existe t_1 tel que $\rho_v(t_1) = 1 \quad v \in \mathcal{V}$ alors pour $t > t_1$, $t \in [t_0, t_2[$, $\rho_v(t)$ ne peut pas devenir supérieur à l'unité.

Le résultat de ce théorème est clairement illustré par le schéma de la figure 3 représentant l'espace (ρ_1, ρ_2) dans le cas à deux dimensions.

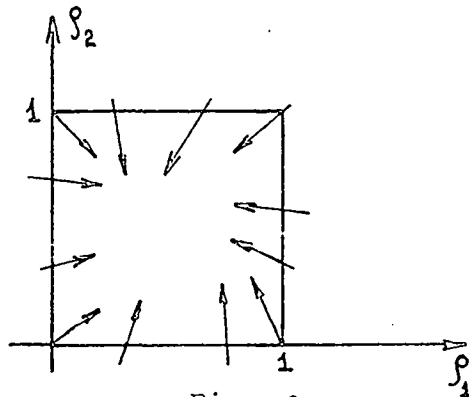


Fig. 3

Le vecteur tangent $\vec{\rho}^* = (\dot{\rho}_1, \dot{\rho}_2)$ pris sur le contour du carré unitaire est dirigé vers l'intérieur de ce carré. Autrement dit, toute solution initialement à l'intérieur de l'hypercube de côté 1 ne peut sortir hors de l'hypercube.

Le théorème mentionné au début de ce paragraphe a été établi sans introduire de restriction sur les paramètres du problème; toutefois il ne nous a pas été possible d'affirmer que toute solution initialement physique resterait physique à tout instant ultérieur : il a été nécessaire de considérer un intervalle de temps plus petit tel que η_j soit strictement positif.

Nous concluerons ce paragraphe en donnant un théorème plus général, mais qui nécessite certaines restrictions sur les paramètres.

Théorème

Dans les cas particuliers où

soit $\kappa_j \equiv 0$ $\forall \kappa, j \in \Omega$ (absence des immigrations)

soit $\kappa_j > 0$ $\forall \kappa, j \in \Omega$, la solution du système (II.10) associée à un état initialement physique, reste physique à tout instant ultérieur.

Nous ne donnerons pas la démonstration de ce théorème, mais sa justification physique est immédiate : s'il n'y a pas d'immigrations, alors chaque région D_j est isolée; donc s'il existe un temps t_0 tel que D_j est vide (non peuplée), elle le restera ultérieurement. Par contre s'il y a des immigrations continues, aucune région ne peut se vider.

12. Conclusion

Ce chapitre nous a permis de formuler et d'analyser un modèle général, tenant compte en particulier des conditions écologiques différentes d'une région D_j à l'autre. Ce modèle a donné lieu à un système différentiel (II.10) non linéaire à coefficients variables et du premier ordre dont les fonctions à déterminer sont les populations n_k et les probabilités ρ_k .

Les conclusions qui suivent de l'analyse de ce chapitre sont réunies dans le théorème ci-après.

Théorème

Le système d'équations (II.10) associé à notre modèle écologique possède pour toute condition initiale physique une solution et une seule, de classe \mathcal{C}^∞ , qui est physique dans l'intervalle de temps $]r_1, r_2[$ contenant t_0 .

De plus, dans les cas où soit $r_{kj} \equiv 0$ soit $r_{kj} > 0$, toute solution de (II.10) initialement physique reste physique ultérieurement.

13. Etude d'un Cas Particulier: $P_e^* n_k = \sum_{j \neq k} r_{kj} n_j$

Dans le cas particulier où les paramètres sont indépendantes du domaine D_k et du temps, nous avons les résultats suivants :

Si les conditions initiales sont indépendantes de k , $p_k(t_0) = p^0$ alors la solution du modèle est donnée par :

$$p_k(t) = p(t) \quad \forall k \in \Omega \quad (\text{II.11})$$

où $p(t)$ est la solution de l'équation :

$$\dot{p} = (\epsilon + \delta) p^2 - (\beta + \theta - \gamma) p + \alpha \quad (\text{II.12})$$

satisfaisant la condition initiale $p(t_0) = p^0$.

En effet, on vérifie immédiatement que les fonctions (II.11) sont solution de l'équation décrivant la densité des mutants.

D'autre part, le système d'équations

$$\dot{n}_k = (\theta - \epsilon p) n_k$$

avec $p(t)$ solution de (II.12) possède une solution univoquement définie par les conditions initiales.

Nous avons ainsi trouvé une solution de notre modèle satisfaisant les conditions initiales.

La solution du système (II.10) étant unique, la solution ainsi obtenue (II.13), est la seule possible.

$$p(t) = \frac{\bar{p}_2 D e^{\sqrt{\Delta} t} - \bar{p}_1}{D e^{\sqrt{\Delta} t} - 1}$$

$$\Delta = \{(\beta + \theta - \gamma)^2 - 4\alpha(\epsilon + \delta)\} \quad (\text{II.13})$$

$$\bar{p}_{1,2} = \frac{\beta + \theta - \gamma \pm \sqrt{\Delta}}{2(\epsilon + \delta)}$$

$$D = \frac{\bar{p}_1 - p_0}{\bar{p}_2 - p_0}$$

CHAPITRE III

EQUILIBRE - STABILITE

1. Introduction

Le but de ce chapitre est l'étude des procédés de l'équilibre de notre modèle; c'est-à-dire l'étude du comportement asymptotique du système différentiel (II.10).

Puisque (II.10) est un système différentiel à coefficients variables dans le temps, nous ne pouvons pas étudier son équilibre. Il nous faut donc supposer avoir attendu assez longtemps pour que les conditions à l'intérieur de chaque région D_k (conditions écologiques et autres), soient stabilisées ou du moins qu'elles fluctuent peu. Ceci nous permet de remplacer les différents paramètres $\{ \{P_{\alpha}^k\} ,$

$\{c_{kj}\} , \{r_{kj}\} \}$ par leurs valeurs moyennes qui ont alors un sens physique. Cette hypothèse nous permet de dire que le système (II.10) devient un système différentiel autonome^(*).

Dans le prochain paragraphe, nous exposerons la notion de stabilité selon Liapounov, ainsi que les conditions de stabilité suffisantes pour la position d'équilibre d'un système autonome. Dans quelques cas particuliers, cependant, la stabilité selon Liapounov est trop restrictive, et elle ne suffit pas pour mettre en évidence l'équilibre de certains systèmes physiques. Nous serons ainsi amenés à définir la notion de "stabilité physique".

Nous verrons par la suite qu'il est pratiquement impossible d'étudier explicitement l'équilibre de notre système

(*) Système différentiel autonome : système différentiel à coefficients constants.

sous sa forme générale. Ceci nous oblige à faire un certain nombre d'hypothèses simplificatrices.

D'autre part, il faut remarquer que le fait biologique bien connu que nous aimerions pouvoir décrire dans le cadre de notre modèle écologique est celui de l'évolution de la population mutante vers un état d'équilibre plus ou moins stable. En conséquence même si les hypothèses simplificatrices introduites sont telles qu'il n'existe pas d'équilibre pour la population globale (absence de saturation discutée au chapitre II, (§ 6), nous aimerions quand même voir apparaître un état d'équilibre stable pour la densité des mutants; nous parlerons alors d'équilibre relatif. C'est ce résultat que nous nous proposons d'établir dans ce chapitre.

Nous verrons de plus que cet état d'équilibre est unique dans la plupart des cas que nous étudierons.

2. Stabilité selon Liapounov [12].

Soit :

$$\dot{x}_i = F_i(x_1, \dots, x_n) = F_i(\{x_j\}) \quad , \quad i \in \{1, \dots, n\} \quad F_i \in \mathcal{C}^2 \quad (\text{III.1})$$

un système autonome.

D'une façon générale on dit que :

La position d'équilibre $u = \{u_i\}, i \in \{1, \dots, n\}$ du système (III.1) est "stable" si toute solution du système (III.1) issue à l'instant $t=0$ d'un point suffisamment proche de u reste au cours de sa variation ultérieure (c'est-à-dire pour tout $t > 0$) à proximité du point u .

Enonçons maintenant le théorème de Liapounov :

Soit $u = \{u_i\}$ la position d'équilibre du système autonome (III.1).

$$\text{Posons} \quad x_i = u_i + \Delta x_i \quad (\text{III.2})$$

et adoptons pour nouvelles fonctions inconnues les grandeurs

$$\Delta x_1, \Delta x_2, \dots, \Delta x_n \quad (\text{III.3})$$

Effectuons le changement de variables (III.3) dans le système (III.1) et développons les seconds membres en série de Taylor suivant les variables (III.3); nous obtenons :

$$\Delta \dot{x}_i = F_i(\{u_j\}) + \sum_{j=1}^{j=n} \frac{\partial}{\partial x_j} [F_i(\{u_j\})] \Delta x_j + R_i \quad (\text{III.4})$$

où R_i est du second ordre par rapport aux inconnues (III.3).

Comme $u = \{u_j\}^{(*)}$ est une position d'équilibre du système (III.1)

$$F_i(\{u_j\}) = 0 \quad \forall i \in \{1, \dots, n\} \quad (\text{III.5})$$

posons ensuite :

$$u_{ij} = \frac{\partial}{\partial x_j} [F_i(\{u_j\})] \quad (\text{III.6})$$

nous pouvons écrire le système (III.4) sous la forme :

$$\Delta \dot{x}_i = \sum_{j=1}^n u_{ij} \Delta x_j + R_i \quad (\text{III.7})$$

Théorème de Liapounov

Si toutes les valeurs propres de la matrice (u_{ij}) ont leurs parties réelles négatives, la position d'équilibre $u = \{u_j\}$ du système (III.1) est asymptotiquement stable.

(*) Le point $u = \{u_j\}$ est appelé aussi point stationnaire.

3. Expression du Modèle dans un Cas Particulier

Comme nous l'avons vu au paragraphe précédent, l'étude de l'équilibre d'un système autonome exige pour commencer la recherche des points stationnaires de ce système, et par la suite l'analyse de la stabilité de ces points.

Notre système, devenu autonome, se présente sous la forme :

$$\begin{aligned} \dot{p}_k &= f_k(\{p_j\}, \{n_j\}) & \forall k \in \Omega \\ \dot{n}_k &= g_k(p_k, \{n_j\}) & \forall k \in \Omega \end{aligned} \quad (\text{III.8})$$

Les points stationnaires de (III.8) sont les solutions du système :

$$\begin{aligned} f_k &= 0 & \forall k \in \Omega \\ n_k &= 0 & \forall k \in \Omega \end{aligned} \quad (\text{III.9})$$

Déterminer explicitement les solutions de (III.9) dans le cas général est impossible. Nous considérerons alors un cas plus simple compte tenu des hypothèses suivantes :

1. Au voisinage de l'équilibre relatif (s'il existe), les différentes probabilités P_α^k ne varient pas d'une région à l'autre. Nous posons donc :

$$P_\alpha^k = P_\alpha \quad \forall k \in \Omega$$

2. Au voisinage de l'équilibre relatif (s'il existe), le nombre d'individus quittant la région D_k est sensiblement égal au nombre d'individus entrant dans D_k . Ceci s'exprime mathématiquement par :

$$P_e n_k = \sum_{j \neq k}^m r_{kj} n_j \quad \forall k \in \Omega$$

3. Nous supposons que la mutation est indifférente, c'est-à-dire $P_d = P_{d'}$.

Sous ces hypothèses le modèle prend la forme :

$$\dot{p}_k = f_k \quad \forall k \in \Omega \quad (\text{III.10})$$

(III.12)

$$\dot{n}_k = g_k \quad \forall k \in \Omega \quad (\text{III.11})$$

avec

$$\begin{cases} f_k = \alpha - (\beta + \theta)p_k + \gamma \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j + \delta \sum_{j=1}^m c_{kj} p_k p_j \\ g_k = \theta n_k \end{cases}$$

où

$$\begin{cases} \alpha = P_f + P_b P_o, & \beta = P_f + P_r + P_d - P_b (P_1 - P_o) \\ \gamma = P_b (P_1 - P_o), & \delta = P_b (P_2 - 2P_1 + P_o) \\ \theta = P_b - P_d \end{cases} \quad (\text{III.12})'$$

Nous remarquons que dans le système (III.12) l'équation pour la densité des mutants (III.10) ne dépend plus des variables n_j .

Nous pouvons par conséquent chercher les points stationnaires pour la densité des mutants sans qu'il existe nécessairement un état d'équilibre pour le système global (III.12): le problème de l'équilibre relatif est donc un problème bien défini dans le cadre de nos hypothèses simplificatrices.

Pour conclure, notre but étant de mettre en évidence l'existence d'un équilibre de la probabilité $p_k(t)$ indépendamment de l'équilibre de la population $n_k(t)$, nous cherchons les points stationnaires de (III.10).

4. Recherche des Points Stationnaires du Système (III.10)

Les points stationnaires de (III.10) sont les solutions du système :

$$f_1 = 0, \dots, f_k = 0, \dots, f_m = 0 \quad (\text{III.13})$$

Le système (III.13) est équivalent à :

$$f_1 - f_k = 0, \dots, f_k = 0, \dots, f_e - f_k = 0, \dots, f_m - f_k = 0 \quad (\text{III.14})$$

or

$$\begin{aligned} f_e - f_k &= -(\beta + \theta)(p_e - p_k) + \gamma \left[\sum_{j=1}^m c_{ej} p_j - \sum_{i=1}^m c_{ki} p_i \right] \\ &+ \delta \left[\sum_{j=1}^m c_{ej} p_e p_j - \sum_{i=1}^m c_{ki} p_k p_i \right] = 0 \end{aligned} \quad (\text{III.15})$$

Puisque $\sum_{j=1}^m c_{kj} = 1$ alors $c_{ki} = 1 - \sum_{j \neq i} c_{kj}$ (III.16)

Compte tenu de (III.16) :

$$\sum_{j=1}^m c_{ej} p_j - \sum_{i=1}^m c_{ki} p_i = \sum_{p \neq k} (c_{ep} - c_{kp})(p_p - p_k) \quad (\text{III.17})$$

de même :

$$\begin{aligned} &\sum_{j=1}^m c_{ej} p_e p_j - \sum_{i=1}^m c_{ki} p_k p_i = p_e \sum_{j=1}^m c_{ej} p_j - p_k \sum_{i=1}^m c_{ki} p_i = \\ &= p_e \sum_{j=1}^m c_{ej} p_j + p_k \sum_{j=1}^m c_{ej} p_j - p_k \sum_{j=1}^m c_{ej} p_j - p_k \sum_{i=1}^m c_{ki} p_i = \\ &= (p_e - p_k) \sum_{j=1}^m c_{ej} p_j + p_k \left[\sum_{j=1}^m c_{ej} p_j - \sum_{i=1}^m c_{ki} p_i \right] \end{aligned} \quad (\text{III.18})$$

Compte tenu de (III.17), (III.18) devient :

$$\sum_{j=1}^m c_{ej} p_e p_j - \sum_{i=1}^m c_{ki} p_k p_i = (p_e - p_k) \sum_{j=1}^m c_{ej} p_j + p_k \sum_{p \neq k} (c_{ep} - c_{kp})(p_p - p_k) \quad (\text{III.19})$$

d'où

$$f_e - f_k = (p_e - p_k) \alpha^{ek} + \sum_{p \neq k}^m b_p^{ek} (p_p - p_k) = 0 \quad (\text{III.20})$$

$$\alpha^{ek} = -(\beta + \theta) + \delta \sum_{j=1}^m c_{ej} p_j \quad (\text{III.21})$$

avec

$$b_p^{ek} = (\gamma + \delta p_k) (c_{ep} - c_{kp}) \quad (\text{III.22})$$

en posant $A_p^{ek} = b_p^{ek} + \delta_{ek} \alpha^{ek}$ (III.23)

nous obtenons l'expression finale de $f_e - f_k$

$$f_e - f_k = \sum_{p \neq k}^m A_p^{ek} (p_p - p_k) = 0 \quad (\text{III.24})$$

Ainsi le système (III.14) peut s'écrire sous la forme :

$$\left. \begin{array}{l} m \\ \text{équations} \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} f_k = 0 \\ \sum_{p \neq k}^m A_p^{1k} (p_p - p_k) = 0 \\ \vdots \\ \sum_{p \neq k}^m A_p^{ek} (p_p - p_k) = 0 \\ \vdots \\ \sum_{p \neq k}^m A_p^{mk} (p_p - p_k) = 0 \end{array} \right\} \begin{array}{l} (m-1) \\ \text{équations} \end{array} \quad (\text{III.25})$$

Les solutions de (III.25) sont les points stationnaires de (III.10). D'autre part, seuls les points stationnaires satisfaisant la condition physique $0 \leq p_k \leq 1 \quad \forall k$ nous intéressent.

(III.25) est équivalent aux systèmes :

$$f_k = 0, \quad p_p = p_k \quad \forall p \in \Omega \quad (\text{III.26})$$

$$f_k = 0, \quad \sum_{p \neq k}^m A_p^{ek} (p_p - p_k) = 0 \quad (m-2) \text{ équations} \quad (\text{III.27})$$

$$\det(A_p^{ek}) = 0$$

Dans le paragraphe 5, nous verrons que (III.26) donne un ou deux points stationnaires physiques. Nous montrerons par la suite (paragraphe 6) que l'un de ces deux points correspond soit à un équilibre "asymptotiquement stable" au sens de Liapounov, soit à un équilibre "physiquement stable". Puis dans le paragraphe 7, nous établirons que dans la plupart des cas ce point stationnaire stable est unique, autrement dit que les solutions du (III.27) si elles existent sont soit physiques et non stables, soit non physiques. Dans le même paragraphe nous montrerons finalement que dans certains cas très particuliers l'équilibre du système dépend des conditions initiales.

5. Solutions du Système (III.25)

Soit $\rho_p = \rho_k = q$, alors compte tenu de $\sum_{j=1}^m c_{kj} = 1$ l'équation $f_k = 0$ prend la forme :

$$f_k(q) = f(q) = \alpha - (\beta + \theta - \gamma)q + \delta q^2 = 0 \quad (\text{III.28})$$

soit

$$\Delta = (\beta + \theta - \gamma)^2 - 4\alpha\delta \quad (\text{III.29})$$

Puisque

$$\beta + \theta - \gamma = \underbrace{P_\mu + P_b P_o}_{\alpha} + P_r + \underbrace{P_b(1 - 2P_1 + P_o)}_{>\delta} \geq \alpha + \delta \quad (\text{III.30})$$

alors

$$\Delta = (\beta + \theta - \gamma)^2 - 4\alpha\delta \geq (\alpha + \delta)^2 - 4\alpha\delta = (\alpha - \delta)^2 \geq 0$$

Ainsi les racines de (III.28) $\bar{\rho}, \bar{\rho}'$ sont réelles

$$\bar{\rho} = \frac{(\beta + \theta - \gamma) - \sqrt{\Delta}}{2\delta} \quad (\text{III.31})$$

$$\bar{\rho}' = \frac{(\beta + \theta - \gamma) + \sqrt{\Delta}}{2\delta} \quad (\text{III.32})$$

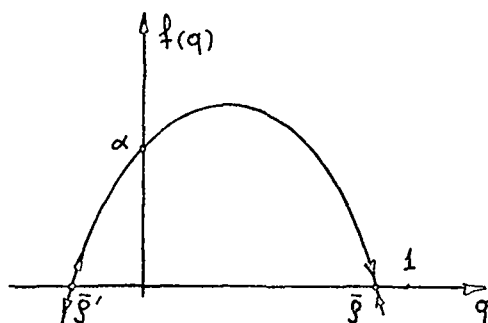
d'autre part, nous avons :

$$f(1) = \alpha - \beta - \theta + \gamma + \delta = -P_b(1-P_2) - P_r \leq 0 \quad (\text{III.33})$$

I. Soit $\Delta > 0$, $\alpha > 0$ ($f(1) \leq 0$)

Trois cas se présentent suivant que δ est négatif, nul ou positif.

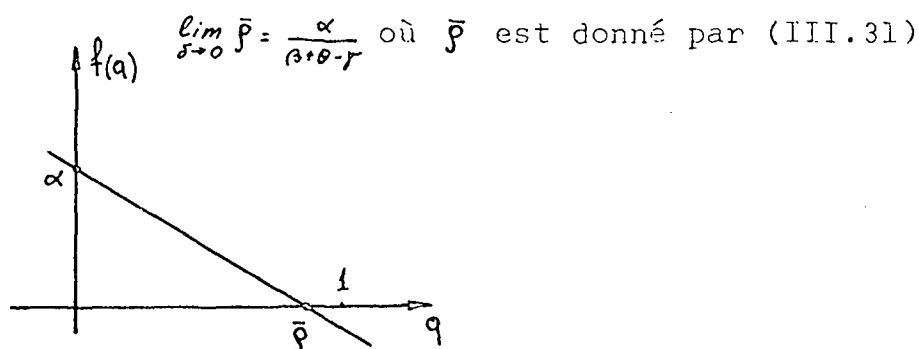
1. Si $\delta < 0$ alors $\bar{p} \cdot \bar{p}' < 0$



\bar{p} est physique \bar{p}' est non physique.

Si $f(1) = 0$ alors $\bar{p} = 1$

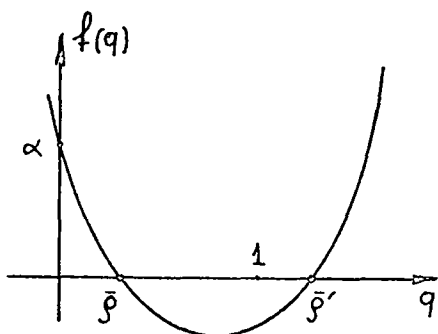
2. Si $\delta = 0$ alors $\bar{p} = \frac{\alpha}{\beta + \theta - \gamma}$ et \bar{p}' s'éloigne à l'infini. Dans ce cas nous montrons facilement que



3. Si $\delta > 0$ par (III.30) nous concluons que

$$\beta + \theta - \gamma > 0$$

alors $\bar{p} \cdot \bar{p}' > 0$, $\bar{p} + \bar{p}' > 0$.



Si $f(1) < 0$ alors \bar{p} est physique et \bar{p}' est non physique.

Si $f(1) = 0$ et $\alpha < \delta$ alors \bar{p} et \bar{p}' sont les deux physiques.

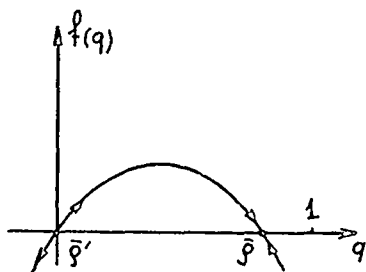
Nous aurons donc dans ce cas $\bar{p} = \frac{\alpha}{\delta}$, $\bar{p}' = 1$.

II. $\Delta > 0$ $\alpha = 0$ ($f(1) \leq 0$)

Le cas $\alpha = 0$ est immédiat, les points stationnaires sont 0 et $\frac{\theta + \beta - \gamma}{\delta}$.

Compte tenu de (III.30) nous concluons que si $\alpha = 0$ alors $\theta + \beta - \gamma \geq \delta$.

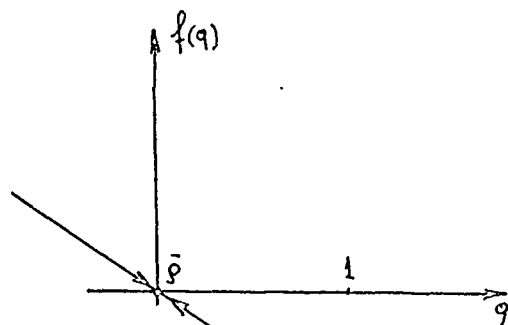
1. Si $\delta < 0$, $\theta + \beta - \gamma < 0$ alors $\bar{p} = \frac{\theta + \beta - \gamma}{\delta}$, $\bar{p}' = 0$



\bar{p} et \bar{p}' sont toutes les deux physiques.

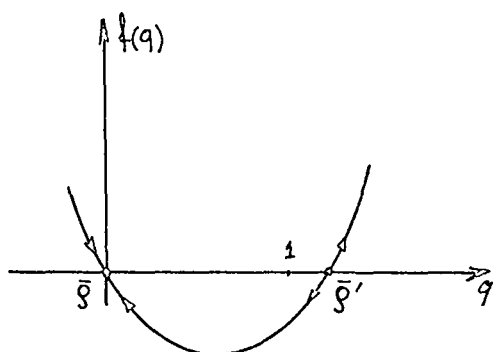
$\bar{p} = 1$ si $f(1) = 0$.

2. Si $\delta = 0$ alors $\theta + \beta - \gamma > 0$ et $\bar{p} = 0$.



$\bar{p} = 0$, \bar{p}' s'éloigne à l'infini.

3. $\delta > 0$ alors $\bar{p} = 0$ et $\bar{p}' = \frac{\theta + \beta - \gamma}{\delta} \geq 1$



$\bar{p}' = 1$ si $f(1) = 0$

III. $\Delta = 0$ $f(q) \neq 0$

1. Si $\delta < 0$ alors $\Delta = (\beta + \theta - \gamma)^2 - 4\alpha\delta = 0$ entraîne
 $\alpha = 0$ et $\beta + \theta - \gamma = 0$.

Sous ces conditions :

$f(q) = \delta q^2$ d'où $\bar{p} = \bar{p}' = 0$

2. Si $\delta > 0$, $\Delta = (\beta + \theta - \gamma)^2 - 4\alpha\delta = 0$

$\beta + \theta - \gamma = \beta + \theta - \gamma + \alpha + \delta - \alpha - \delta > 0$

Ainsi

$\Delta = (\beta + \theta - \gamma - \alpha - \delta)^2 + (\alpha + \delta)^2 + 2(\alpha + \delta)(\beta + \theta - \gamma - \alpha - \delta) - 4\alpha\delta$

$\Delta = (\beta + \theta - \gamma - \alpha - \delta)^2 + (\alpha - \delta)^2 + 2(\alpha + \delta)(\beta + \theta - \gamma - \alpha - \delta)$

$$\Delta = 0 \text{ si et seulement si } \begin{cases} \delta = \alpha \\ 2\delta = \beta + \theta - \gamma \end{cases}$$

sous ces conditions :

$$f(q) = \delta(1-q)^2 \text{ d'où } \bar{p} = \bar{p}' = 1$$

IV. $f(q) \equiv 0$

Si $f(q) \equiv 0$ alors les points stationnaires ne sont pas déterminés. Nous montrerons dans le paragraphe suivant que l'équilibre dans un tel cas dépend des conditions initiales du système.

En conclusion, pour autant que $f(q) \not\equiv 0$ ($f(q)$ définie par (III.28)), il existe toujours un ou deux points stationnaires physiques de la forme $p_p = q \quad \forall p \in \Omega$.

En particulier le point stationnaire

$$p_p = \bar{p} = \frac{(\beta + \theta - \gamma) - \sqrt{\Delta}}{2\delta} \quad \forall p \in \Omega$$

est toujours physique.

6. Stabilité du Point Stationnaire $\bar{p} = p_p \quad \forall p \in \Omega$

Pour étudier la stabilité du point $p_p = \bar{p} \quad \forall p \in \Omega$ nous utiliserons le théorème de Liapounov énoncé au paragraphe 2. Dans le cas que nous étudions, nous avons :

$$f_k(\{p_j\}) = \alpha - (\beta + \theta)p_k + \gamma \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j + \delta \sum_{j=1}^m c_{kj} p_k p_j$$

$$\frac{\partial f_k}{\partial p_k} = -(\beta + \theta) + c_{kk}(\gamma + \delta p_k) + \delta \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j$$

$$\frac{\partial f_k}{\partial p_j} = c_{kj}(\gamma + \delta p_k) \quad (\forall j \neq k)$$

ce qui nous donne pour la matrice $\mathcal{U} = \left\{ \frac{\partial f_k}{\partial p_j} \right\}$ évaluée au point stationnaire physique $p_p = \bar{p} \quad \forall p \in \Omega$

$$u_{kk} = \left. \frac{\partial f_k}{\partial p_k} \right|_{p_i = \bar{p}} = -(\beta + \theta) + \delta \bar{p} + c_{kk}(\gamma + \delta \bar{p}) \quad (\text{III.34})$$

$$u_{kj} = \left. \frac{\partial f_k}{\partial p_j} \right|_{p_i = \bar{p}} = c_{kj}(\gamma + \delta \bar{p})$$

posons $r_1 = -(\beta + \theta) + \delta \bar{p} \quad ; \quad r_2 = \gamma + \delta \bar{p}$ (III.35)

Compte tenu de l'expression de \bar{p}

$$r_1 = \frac{-(\beta + \theta + \gamma) - \sqrt{\Delta}}{2}$$

$$r_2 = \frac{(\beta + \theta + \gamma) - \sqrt{\Delta}}{2} \quad (\text{III.36})$$

on remarque que

$$r_1 + r_2 = -\sqrt{\Delta} \leq 0 \quad , \quad r_1 < 0$$

$$r_1 - r_2 = -(\beta + \theta + \gamma) = -(P_f + P_r + P_b) < 0 \quad (\text{III.37})$$

Donc par (III.35), (III.34) prend la forme

$$u_{kk} = r_1 + c_{kk} r_2$$

$$u_{kj} = c_{kj} r_2 \quad (\text{III.38})$$

Il nous faut étudier maintenant les valeurs propres λ_i de la matrice

$$\mathcal{U} = (u_{kj}) \quad (\text{III.39})$$

Introduisons la matrice :

$$C = (c_{kj}) \quad (\text{III.40})$$

On remarque, que \mathcal{U} est de la forme :

$$\mathcal{U} = r_1 I + r_2 C \quad (\text{III.41})$$

d'où

$$\begin{aligned} |\mathcal{U} - \lambda I| &= |r_1 I + r_2 C - \lambda I| = |r_2 C - (\lambda - r_1) I| = \\ &= (r_2)^m \left| C - \frac{\lambda - r_1}{r_2} I \right| \end{aligned} \quad (\text{III.42})$$

Posons :

$$\frac{\lambda - r_1}{r_2} = \mu \quad (\text{III.43})$$

Alors

$$|\mathcal{U} - \lambda I| = (r_2)^m |C - \mu I| = 0 \quad (\text{III.44})$$

Or, le membre de droite de (III.44) représente le polynome caractéristique de la matrice C , μ étant une valeur propre de C .

La matrice C est telle que, $\sum_{j=1}^m c_{kj} = 1$, elle est alors une matrice stochastique, sa valeur propre maximale est égale à 1, les autres valeurs propres sont de module inférieur à 1 [14].

Soit μ_i une valeur propre de C alors $\lambda_i = \mu_i r_2 + r_1$ est la valeur propre correspondante de \mathcal{U} .

Montrons que $\mathcal{R}(\lambda_i) \leq 0$

Soit $\mathcal{R}(\mu_i) = a_i$, alors $\mathcal{R}(\lambda_i) = a_i r_2 + r_1$

Puisque $\|\mu_i\| \leq 1$ alors $|a_i| \leq 1$

Examinons $\mathcal{R}(\lambda_i)$

I. $\Delta > 0$ alors $r_1 + r_2 < 0$

soit $r_2 > 0$ et $\alpha_i \geq 0$ alors $\mathcal{R}(\lambda_i) \leq r_2 + r_1 < 0$

soit $r_2 > 0$ et $\alpha_i < 0$ alors $\mathcal{R}(\lambda_i) = r_2 \alpha_i + r_1 < 0$

soit $r_2 < 0$ et $\alpha_i \leq 0$ alors $\mathcal{R}(\lambda_i) \leq r_2 + r_1 < 0$

soit $r_2 < 0$ et $\alpha_i > 0$ alors $\mathcal{R}(\lambda_i) = \alpha_i r_2 + r_1 < 0$

Finalement les valeurs propres de la matrice :

$$\mathcal{U} = \left(\frac{\partial f_k}{\partial g_i} \right)_{g_i = \bar{g}} \quad \forall i \in \Omega$$

sont toutes à partie réelle négative.

Ainsi par le théorème de Liapounov nous concluons que $g_p = \bar{g}$
 $\forall p \in \Omega$ est un point d'équilibre asymptotiquement stable.

De la même manière, nous montrons que \bar{g}' définie par
 (III.32) n'est jamais stable.

En conclusion si $\Delta > 0$ le point stationnaire :

$$g_p = \bar{g} = \frac{(\beta + \theta - \gamma) - \sqrt{\Delta}}{2\delta} \quad \forall p \in \Omega$$

du système (III.10) est toujours physique et asymptotiquement stable, au sens de Liapounov. Par contre le point

$$g_p = \bar{g}' = \frac{(\beta + \theta - \gamma) + \sqrt{\Delta}}{2\delta} \quad \forall p \in \Omega$$

qu'il soit physique ou non n'est jamais stable.

II. $\Delta = 0$ alors $r_1 + r_2 = 0$, $\bar{g} = \bar{g}'$ ($f(q) \neq 0$)

Nous avons montré au paragraphe précédent que si $\Delta = 0$
 alors

$$\bar{g} = \bar{g}' \begin{cases} 0 & \text{si } \delta < 0 ; \quad f(q) = \delta q^2 \\ 1 & \text{si } \delta > 0 ; \quad f(q) = \delta (1-q)^2 \end{cases}$$

Examinons dans ce cas le signe de $R(\lambda_i)$. Puisque $r_1 + r_2 = 0$ alors,

$$R(\lambda_i) = r_1(1 - \alpha_i)$$

où $r_1 = -\frac{1}{2}(\beta + \theta + \gamma) < 0$ en effet $r_2 = \begin{cases} -\frac{1}{2}(P_r + P_b) < 0 & \text{si } \delta < 0 \\ -\frac{1}{2}(P_f + P_r + P_b) < 0 & \text{si } \delta > 0 \end{cases}$

Ainsi $R(\lambda_i) \leq 0$ puisque $|\alpha_i| \leq 1$

Par conséquent dans le cas où $\Delta = 0$ ($f(q) \neq 0$) la matrice (u_{ij}) possède une valeur propre nulle et toutes les autres à partie réelle négative.

Ainsi le point $\bar{p} = \bar{p}'$ n'est pas "asymptotiquement stable" au sens de Liapounov. Nous montrerons qu'il est "physiquement stable".

Définition

Soit

$$\dot{p}_k = f_k(\{p_j\}) \quad , \quad k \in \Omega$$

un système différentiel autonome, $0 \leq p_k(t) \leq 1$ pour tout t et soit

$q = \{q_j\}$ un point stationnaire du système.

Nous dirons que $\vec{q} = \{q_j\}$ ($q_j \in [0, 1] \quad \forall j \in \Omega$) est un point stationnaire "physiquement stable" si pour tout $\varepsilon_1 > 0$ il existe un nombre positif $\varepsilon_2 < \varepsilon_1$ tel que si $p_j(t_0) \in [0, 1] \quad \forall j \in \Omega$ et $\|\vec{q} - \vec{p}(t_0)\| < \varepsilon_2$ alors $\|\vec{q} - \vec{p}(t)\| < \varepsilon_1$ pour tout $t > t_0$.

Remarque

Si $q_j \in]0, 1[\quad \forall j \in \Omega$ alors la notion de "stabilité physique" s'identifie à la "stabilité selon Liapounov".

Pour établir la "stabilité physique" du point stationnaire $\rho_p = \bar{\rho} = \bar{\rho}' \quad \forall p \in \Omega$ nous nous placerons dans l'espace de phase des ρ_j et nous considérerons les portions physiques des sphères centrées sur $\bar{\rho} = \bar{\rho}'$ de rayons ϵ_1 et ϵ_2 (Fig. 4).

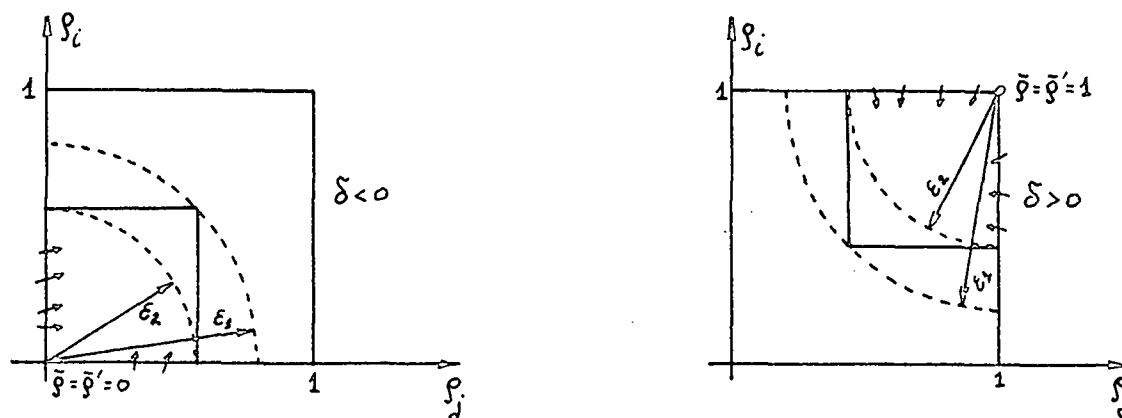


Fig. 4

Nous montrerons par la suite que toute solution initialement à l'intérieur du cube de côté ϵ_2 reste à l'intérieur de ce dernier. Pour ce faire nous montrerons que le vecteur tangent $\dot{\bar{\rho}}$ pris sur la frontière du cube est dirigé vers son intérieur. A plus forte raison toute solution à l'intérieur de la portion de la sphère de rayon ϵ_2 ne pouvant pas sortir du cube, ne pourra pas sortir de la portion de sphère de rayon ϵ_1 , si $\epsilon_1 \geq \sqrt{m} \epsilon_2$.

Nous avons montré (paragraphe 11, chapitre II) et ceci d'une façon générale, que $\dot{\bar{\rho}}$ pris sur les hyperplans $\rho_i = 1$ et $\rho_i = 0$, est dirigé vers l'intérieur du domaine physique. Il reste à démontrer qu'il en est de même pour les hyperplans $\rho_i = \epsilon_2 \quad \forall i \in \Omega$ (si $\delta < 0$) où $\rho_i = 1 - \epsilon_2 \quad \forall i \in \Omega$ (si $\delta > 0$).

Soit $\Delta = 0$ avec $\delta < 0$ alors $\alpha = 0$, $\beta + \theta = \gamma$ et $\bar{\rho} = \bar{\rho}' = 0$.

Sous ces conditions le système différentiel (III.10) devient :

$$\dot{p}_k = -\gamma p_k + (\gamma + \delta p_k) \sum_{j=1}^m c_{kj} p_j$$

où

$$\gamma = P_b P_1 > 0, \quad \delta = P_b (P_2 - 2P_1) < 0$$

$$\text{soit} \quad p_k \leq \frac{\gamma}{-\delta} = \varepsilon \quad \forall k \in \Omega \quad (\varepsilon > 0)$$

Sur le plan $p_i = \varepsilon_2$ où $0 < \varepsilon_2 \leq \varepsilon$, $p_j \leq \varepsilon_2$ pour tout $j \neq i$ nous avons :

$$\dot{p}_i = -\gamma p_i + (\gamma + \delta p_i) \sum_{j=1}^m c_{ij} p_j \leq -\gamma p_i + (\gamma + \delta p_i) p_i = \delta p_i^2 = \delta \varepsilon_2^2 < 0$$

c'est-à-dire si $p_i = \varepsilon_2 \leq \varepsilon$, $\dot{p}_i < 0$.

En conclusion \vec{p}^* , calculé sur la frontière du cube défini par les plans $\{p_i = \varepsilon_2; p_i = 0\}$, étant dirigé vers l'intérieur de ce dernier, le point $p_i = 0 \quad \forall i \in \Omega$ est "physiquement stable".

On démontre de la même manière, que pour $\Delta = 0$ et $\delta > 0$ le point $\bar{p} = \bar{p}' = 1$ est "physiquement stable".

III. $f(q) \equiv 0$ c'est-à-dire $\alpha = 0$, $\delta = 0$, $\beta + \theta - \gamma = 0$

Sous ces conditions nous aurons $P_\mu = P_r = P_o = 0$, $P_1 = \frac{1}{2}$, $P_2 = 1$ et le système (III.10) devient :

$$\dot{p}_k = -\gamma [p_k - \sum_j c_{kj} p_j] \quad \text{où} \quad \gamma = \frac{1}{2} P_b > 0 \quad (\text{III.10})'$$

Le système (III.10)' est un système différentiel linéaire à coefficients constants. Ce système admet une solution du type :

$$p_i = A_i e^{rt} \Rightarrow \dot{p}_i = r A_i e^{rt}$$

Ainsi (III.10)' prend la forme :

$$[C_{kk} - \lambda] A_k + \sum_{j \neq k}^m C_{kj} A_j = 0 \quad \text{avec} \quad \lambda = \frac{\gamma + r}{\gamma}$$

d'où

$$|C - \lambda I| = 0 \quad \text{avec} \quad C = (C_{kj})$$

La matrice C étant stochastique admet la valeur propre $\lambda_1 = 1$ d'où $r_1 = 0$

$$r_i = -\gamma(1 - \lambda_i)$$

$$R(r_i) = -\gamma(1 - R(\lambda_i)) \leq 0 \quad \text{puisque} \quad |R(\lambda_i)| \leq 1$$

D'où la solution de (III.10)' a la forme :

$$p_k(t) = a_{k1} + \sum_{j \neq 1}^m a_{kj} e^{r_j t} \quad \text{avec} \quad R(r_j) < 0$$

On voit donc que $\lim_{t \rightarrow \infty} p_k(t) = a_{k1}$

Il existe une famille de points stationnaires.

Ainsi, dans ce cas particulier, l'équilibre vers lequel évolue le système dépend des conditions initiales.

Nous concluerons ce paragraphe en énonçant le théorème suivant :

Théorème

Pour autant que $f(q) \neq 0$ le point stationnaire

$$p_j = \bar{p} = \frac{(\beta + \theta - \gamma) - \sqrt{\Delta}}{2\delta} \quad \forall j \in \Omega$$

du système (III.10) est physique. De plus si $\Delta > 0$, ce point $p_j = \bar{p} \quad \forall j \in \Omega$ est un point d'équilibre "asymptotiquement stable"; si $\Delta = 0$, $p_j = \bar{p}$ est un point d'équilibre "physiquement stable".

Si $f(q) \equiv 0$ il existe une famille de points stationnaires du système (III.10).

7. Unicité du Point Stationnaire Stable $p_j = \bar{p} \quad \forall j \in \Omega$

Dans ce paragraphe nous considérons le cas où $f(q)$ n'est pas identiquement nul et nous établissons le résultat suivant.

Théorème

Le système différentiel (III.10) possède un et un seul point stationnaire "asymptotiquement" ou "physiquement" stable: $p_p = \bar{p} \quad \forall p \in \Omega$

Démonstration

Supposons qu'il existe un point $q = \{q_i\}$, $0 \leq q_i \leq 1 \quad \forall i \in \Omega$ tel que $f_\kappa(\{q_i\}) = 0 \quad \forall \kappa \in \Omega$

Puisque les q_i ne sont pas tous identiques, alors il existe q_m et q_M tels que :

$$\begin{aligned} q_m &< q_i \quad \forall i \neq m \quad i \in \Omega \\ q_M &> q_j \quad \forall j \neq m \quad j \in \Omega \end{aligned} \quad (\text{III.45})$$

et de plus $q_m < q_M$ respectivement dans le cas $\kappa = m$, $\kappa = M$

Considérons les équations $f_\kappa(\{q_i\}) = 0$

Nous aurons :

Si $\kappa = m$, alors

$$\alpha - (\beta + \theta)q_m + \gamma \sum_{j \in \Omega} c_{mj} q_j + \delta q_m \sum_{j \in \Omega} c_{mj} q_j = 0$$

d'où :

$$\sum_{j \in \Omega} c_{mj} q_j = - \frac{\alpha - (\beta + \theta) q_m}{\gamma + \delta q_m} > 0 \quad (\text{III.46})$$

Si $\kappa = M$, alors

$$\alpha - (\beta + \theta) q_M + \gamma \sum_{j \in \Omega} c_{Mj} q_j + \delta q_M \sum_{j \in \Omega} c_{Mj} q_j = 0$$

d'où

$$\sum_{j \in \Omega} c_{Mj} q_j = - \frac{\alpha - (\beta + \theta) q_M}{\gamma + \delta q_M} \quad (\text{III.47})$$

d'autre part compte tenu de (III.45) nous aurons :

$$q_m < \sum_{j \in \Omega} c_{\kappa j} q_j < q_M \quad \forall \kappa \in \Omega \quad (\text{III.48})$$

Finalement les q_m et q_M doivent satisfaire simultanément les inégalités

$$\begin{aligned} \text{a)} \quad & [\alpha - (\beta + \theta) q_m] [\gamma + \delta q_m] < 0 \\ \text{b)} \quad & - \frac{\alpha - (\beta + \theta) q_m}{\gamma + \delta q_m} > q_m \\ \text{c)} \quad & [\alpha - (\beta + \theta) q_M] [\gamma + \delta q_M] < 0 \\ \text{d)} \quad & - \frac{\alpha - (\beta + \theta) q_M}{\gamma + \delta q_M} < q_M \end{aligned} \quad (\text{III.49})$$

Nous pouvons montrer que les inégalités (III.49) ne peuvent pas être satisfaites simultanément, compte tenu des expressions de α , β , γ , δ , θ qui sont fonctions des P_α (paragraphe 5, (III.12)').

$$\text{or} \quad \begin{cases} \alpha = P_\mu + P_b P_o \geq 0 \\ \beta + \theta = P_\mu + P_r + P_b (1 - P_1 + P_o) \geq 0 \\ \gamma = P_b (P_1 - P_o) \\ \delta = P_b (P_2 - 2P_1 + P_o) \end{cases}$$

γ et δ peuvent à priori être positifs ou négatifs.

Du point de vue physique on s'attend à ce que γ soit plutôt positif, compte tenu des définitions de P_1 et P_0 .

Nous démontrerons l'incompatibilité des inégalités (III.49) dans le cas où α , β , γ , δ sont positifs, les autres cas se traitant de la même manière.

Si $\gamma > 0$, $\delta > 0$ alors $\gamma + \delta q_m > 0$, $\gamma + \delta q_M > 0$ d'où

$$b) : \quad \delta q_m^2 - (\beta + \theta - \gamma) q_m + \alpha < 0 \quad b') \quad (III.50)$$

$$d) : \quad \delta q_M^2 - (\beta + \theta - \gamma) q_M + \alpha > 0 \quad d')$$

Or les solutions du trinôme

$$\delta q^2 - (\beta + \theta - \gamma) q + \alpha = 0 \quad \text{avec} \quad \delta > 0 \quad \text{sont} \quad \bar{p} \text{ et } \bar{p}'$$

et $0 < \bar{p} < 1 < \bar{p}'$ (voir paragraphe 5)

Pour que b') soit satisfaite il faut que: $\bar{p} < q_m < \bar{p}'$ (III.51)

Pour que d') soit satisfaite il faut que:

$$q_M > \bar{p}' \quad \text{ou} \quad q_M < \bar{p} \quad (III.52)$$

Or $q_M > \bar{p}'$ ne nous intéresse pas car $\bar{p}' > 1$

Il reste la possibilité $q_M < \bar{p}$; compte tenu de (III.51) nous concluons que les inégalités (III.50) sont simultanément satisfaites si

$$q_M < \bar{p} < q_m < \bar{p}' \quad (III.53)$$

Or (III.53) est impossible car $q_M > q_m$ par hypothèse.

En conclusion il n'existe pas de points stationnaire physique autre que $\rho_j = \bar{\rho} \quad \forall j \in \Omega$.

Dans les autres cas qui peuvent se présenter on démontre de même que :

- soit : il n'existe pas d'autres points stationnaires physiques;
- soit : il existe plusieurs points stationnaires physiques mais un seul est stable.

Nous pouvons ainsi conclure que dans le cadre des hypothèses simplificatrices introduites au paragraphe 3, il existe un point d'équilibre relatif unique qui est de plus asymptotiquement ou physiquement stable.

CHAPITRE IV

CONCLUSION

Dans tout modelage d'un certain phénomène, que ce soit en physique, en biologie, ou en sciences humaines, il est nécessaire d'effectuer un choix à priori plus ou moins arbitraire parmi les causes pouvant être associées au phénomène que l'on étudie. Ce premier choix étant fait, nous devons alors choisir une méthode d'investigation et caractériser le problème qui nous occupe au moyen d'une structure mathématique bien précise : équations, graphes, topologie, statistique, ... A ce stade le problème devient purement mathématique; ses conséquences peuvent être analysées de façon rigoureuse et les résultats obtenus s'expriment alors généralement sous forme de "théorème". Finalement dans une dernière étape, le modèle trouve sa justification par comparaison avec le phénomène étudié d'une part, et d'autre part la description et l'interprétation des phénomènes que le modèle nous apporte. Cette comparaison avec la réalité conduit souvent à reformuler le modèle, à modifier certaines hypothèses ou encore à introduire de nouvelles causes.

Dans ce travail nous avons procédé de la manière discutée ci-dessus; la structure même des hypothèses, fournies par un biologiste M. C. Baroni-Urbani et qui nous a amenés au modèle préliminaire (Ch. I), suggérait une méthode de nature essentiellement déterministe. Ayant choisi cette méthode, nous avons obtenu des équations décrivant la propagation d'une mutation donnée ainsi que l'évolution de la population. Les résultats obtenus dans le cadre de ce premier modèle étaient encourageant sans pour autant être convaincants; nous avons montré que :

(*)P.1. Les solutions du système d'équations sont univoquement définies par les conditions initiales; de plus, si les paramètres de ces équations ont un sens biologique alors la solution garde une interprétation biologique à tout instant pour autant que les conditions initiales aient un sens biologique.

P.2. Il existe un état d'équilibre asymptotiquement stable comme cela se rencontre dans la nature.

P.3. L'état d'équilibre est tel que toute la population soit mutante.

Ce dernier résultat très rarement observé dans la réalité nous a conduit à élargir nos hypothèses et à considérer des phénomènes supplémentaires; nous avons alors introduit un "modèle écologique" beaucoup plus général. Les résultats les plus intéressants obtenus dans l'étude de ce modèle général sont les suivants :

(**)E.1. Le système d'équations décrivant notre modèle écologique a une solution univoquement définie par les conditions initiales. De plus, si les conditions initiales ont un sens physique, il existe un intervalle de temps Δt contenant t_0 tel que la solution reste physique pour tout temps $t \in \Delta t$.

E.2. Dans le cadre d'un modèle un peu moins général, nous avons pu montrer que toute solution correspondant à des conditions initiales physiques, restait physique ultérieurement.

(*) P = Modèle Préliminaire

(**) E = Modèle Ecologique

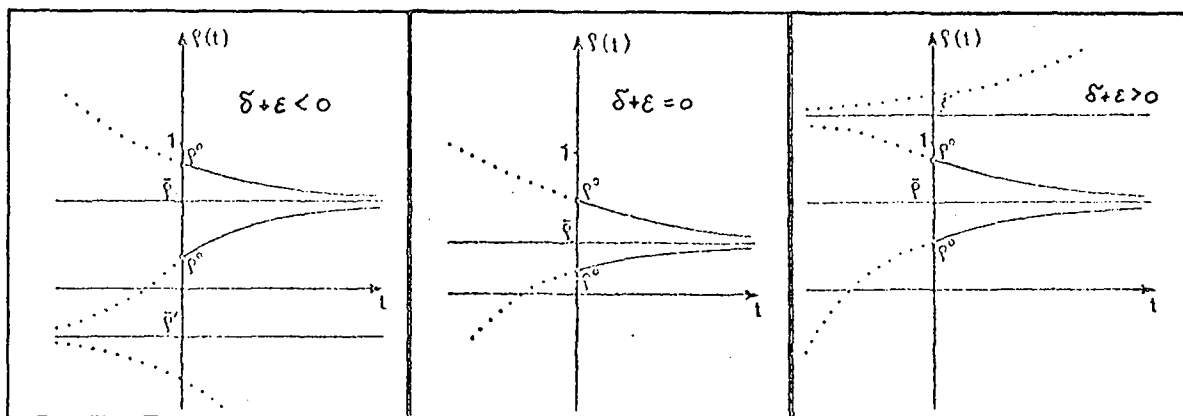
E.3. En introduisant des hypothèses simplificatrices nécessaires pour permettre la possibilité d'un équilibre (c'est-à-dire que les paramètres du problème sont indépendants du temps), nous avons montré qu'il existe un point d'équilibre physique "asymptotiquement" ou "physiquement" stable, et un seul. Nous avons remarqué que dans certains cas particuliers (absence de mutation spontanée et probabilité nulle d'observer une naissance mutante dans le cas où les deux parents sont normaux, $P_\mu = P_o = 0$) il peut exister plusieurs points d'équilibre physique; toutefois en vertu de ce qui précède, il n'y a qu'un seul de ces points qui peut être "asymptotiquement" ou "physiquement" stable.

E.4. L'étude du modèle général nous permet de comprendre le résultat peu réaliste obtenu dans le modèle préliminaire. En effet, nous avons montré que le point d'équilibre physique stable est $p_k = \bar{p} = 1$, c'est-à-dire toute la population est mutante, si et seulement s'il n'existe pas de rétro-mutation avec simultanément une probabilité unité qu'un enfant ayant deux parents mutants naisse mutant. ($P_r = 0$, $P_2 = 1$) Ce cas était justement le cas considéré dans le modèle préliminaire.

E.5. L'étude d'un cas particulier nous a permis d'obtenir la solution explicite correspondant à des conditions initialement homogènes $p_k(t_0) = p^0$ pour tout domaine D_k . Nous avons ainsi montré, dans ce cas particulier, que pour toutes conditions initiales homogènes, le système allait évoluer dans le futur vers le point d'équilibre \bar{p} asymptotiquement stable. D'autre part, cette évolution est monotone, croissante ou décroissante suivant que $p^0 < \bar{p}$ ou $p^0 > \bar{p}$. (Voir figures sur la page suivante).

De plus, l'évolution est telle que le système reste homogène à tout instant, c'est-à-dire $p_k(t) = p(t)$ pour tout t .

Nous trouvons l'origine de ce dernier résultat dans notre hypothèse que les processus de migrations sont indépendants du caractère "normal" ou "mutant" de l'individu. Il serait intéressant de généraliser encore plus notre modèle écologique, pour étudier les conséquences d'une telle distinction.



Finalement nous avons étudié le comportement des solutions en fonction des paramètres et nous avons montré que les résultats auxquels on s'attendait étaient correctement décrits par notre modèle. En particulier nous avons : \bar{p} indépendant de P_d la probabilité de décès $\frac{\partial \bar{p}}{\partial P_b} < 0$ et $\frac{\partial \bar{p}}{\partial P_a} > 0$ pour autant que $P_a \neq P_b$ et P_d [15]

Pour terminer cette discussion, mentionnons qu'il serait possible et peut-être intéressant d'étudier le cas d'un modèle ayant une certaine probabilité C_{ijk} qu'un enfant naisse dans le domaine D_i de parents provenant respectivement des domaines D_j et D_k . Un tel modèle devient d'autant plus intéressant dans le cadre où l'on généralise l'interprétation des indices k pour y introduire d'autres variables telles que le type de l'individu. Finalement, la question de l'existence d'autres types d'équilibre, tel l'existence d'un cycle limite, n'a pas été abordé dans cette étude. C'est une question sur laquelle nous avons l'intention de revenir.

APPENDICESUR LES NOTIONS DE MUTATIONS DITES"FAVORABLES" "DEFAVORABLES" [14]

Lorsque nous qualifions une mutation de "favorable" ou de "défavorable" nous entendons par là que son effet est de favoriser ou défavoriser l'espérance de vie de l'individu ceci sous des conditions écologiques bien déterminées. Il faut souligner qu'une même mutation peut se révéler comme favorable dans un domaine donné, mais défavorable dans un autre domaine, aux conditions écologiques différentes.

Deux exemples illustreront mieux l'importance du milieu sur l'effet d'une mutation :

A. Le Mélanisme Industriel

L'industrialisation de l'Angleterre, lors de la deuxième partie du XIXe siècle, modifia les conditions du milieu naturel par l'apparition d'un dépôt de suies et de brouillard ("smog") sur la végétation et les murs des villes.

Simultanément, on vit apparaître chez un papillon, "la Phalène du Bouleau" (*Biston Betularia*), une forme mutée sombre. Ce phénomène est appelé "mélanisme industriel".

Originellement clair et tâché, le papillon se confondait avec l'écorce des bouleaux échappant ainsi aux prédateurs. Ce mimétisme était très utile tant que la végétation était claire, mais les dépôts de suies, caractéristiques des régions industrielles rendirent bientôt la forme claire très visible, donc vulnérable. Elle disparaît peu à peu au profit de la forme mutée, sombre, mieux adaptée aux nouvelles conditions.

On peut donc qualifier la mutation de favorable à l'espèce, si nous la considérons dans une région citadine. Il reste cependant évident que si un Phalène muté migre vers une région rurale, la nouvelle coloration de sa robe se détachera grossièrement sur l'écorce des bouleaux restée claire. Cette même mutation, de "favorable", deviendra "défavorable", le milieu étant différent.

B. Coloration Rouge du Mâle chez le Poisson "Hemichromis"

La couleur rouge du mâle de l'"Hemichromis", rend ce poisson très vulnérable, son absence de camouflage le désignant facilement aux prédateurs. Or, pendant la période sexuelle, les mâles les mieux colorés ont un attrait tout particulier pour les femelles; ils acquièrent ainsi une puissance de reproduction bien supérieure à celle des formes les moins colorées. L'avantage acquis à ce moment compense largement le désavantage consécutif à l'absence de camouflage.

Le même caractère se révèle donc défavorable en dehors des périodes sexuelles et favorable pendant celles-ci. Ainsi on peut dire qu'un tel caractère, est favorable au niveau de l'espèce, défavorable au niveau de l'individu.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur Philippe Choquard de l'ambiance détendue d'amitié et de travail qu'il a toujours su faire régner dans son laboratoire.

Mes remerciements vont aussi à mon directeur de thèse, le Dr. Christian Gruber, pour sa fructueuse collaboration.

Que le Professeur Antonio Quattropani ainsi que tous mes camarades du Laboratoire de Physique Théorique, Melle M. Junod, Melle B. Payandeh, MM. D. Merlini, A. Hintermann, S. Ohanessian, R. Sari, H. Kunz, D. Borel et J. Dolivo, trouvent ici l'expression de ma reconnaissance pour la gentillesse et l'amitié qu'ils m'ont toujours témoignée.

Je ne saurai oublier mes amis Louis Kilcher, biochimiste et J.-P. Gabriel du Département de Mathématiques, pour leur constante disponibilité.

REFERENCES

- 1 S. Wright, Breeding Structure of Populations in Relation to Speciation, Amer. Nat. 74 (1940), 232-248.
S. Wright, The Genetical Structure of Populations. Ann. Eugenics 15 (1951), 323-354.
- 2 G. Malécot, Les Mathématiques de l'Hérédité. Masson & Cie, Paris (1948).
G. Malécot, Identical Loci and Relationship. Proc. Fifth Berkeley Symp. Math. Stat. Prob. IV (1967), 317-332. (Univ. of California Press, Berkeley).
- 3 M. Kimura "Stepping Stone" Model of Population. Ann. Rep. Nat. Inst. Genetics 3 (1953), 63-65.
- 4 M. Kimura and C.H. Weiss, The Stepping Stone Model of Population Structure and the Decrease of Genetic Correlation with Distance. Genetics 49 (1964), 561-576.
- 5 T. Maruyama, Genetic Correlation in the Stepping Stone Model with Non-Symmetrical Migration Rates. J. Appl. Prob. 6 (1969), 463-477.
- 6 U.G. Haussmann, Abstract Food Webs in Ecology, Math. Biosciences 11 (1971), 291-316.
- 7 Thomas Robert Malthus, An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society, 1798.
- 8 P.F. Verhulst, Mem. Acad. Roy. Bruxelles 18 (1845), 1.
- 9 B. Compertz, Phil. Trans. Roy. Soc. 115 (1825), 513.
- 10 N.S. Goel, S.C. Maitra, E.W. Montroll, On the Volterra and other Nonlinear Models of Interacting Populations. Academic Press/New York/London 1971.

- 11 E.W. Montroll and W. Badge, An Introduction to Quantitative Aspects of Social Phenomena. Gordon and Breach (sous presse).
- 12 L. Pontriaguine, Equations Différentielles Ordinaires. Editions Mir Moscou (1969), 23-26, 214-227.
- 13 F.R. Gantmacher, Théorie des Matrices. Dunod Paris (1966), 2, 78-83.
- 14 C. Petit et G. Prévost, Génétique et Evolution. Hermann, (1970) 309, 328-333.
- 15 M. Michalakis, C. Gruber and C. Baroni-Urbani, Nonlinear Model of Interacting Population, Mathematical Biosciences 18 (1973), 269-283.

ECOLE POLYTECHNIQUE FEDERALE - LAUSANNE

CURRICULUM VITAE

1. Nom : MICHALAKIS Prénom : Méléti
2. Date de naissance : 4.1.1940 No A.V.S. :
3. Etat civil : marié Origine : Athènes (Grèce)
4. Confession : orthodoxe Incorp. militaire : marine
5. Nom et prénom du conjoint : Suzanne JEANNERET
6. Date de naissance du conjoint : 3.7.48 Date mariage civil : janvier 1971
7. Enfants (moins de 20 ans ou aux études)
- Prénom Chloé Date de naissance : 6.8.1973
(jour, mois, année)

8. Domicile (adresse complète) No de téléphone : 71 25 12
5, chemin du Colvert, 1028 Préverenges
9. Formation professionnelle : (Préciser dates : du ... au ...)

Ecoles et études

- 1946-1952 Ecole Primaire "Demotikon"
- 1952-1956 Ecole Secondaire, Section classique "Lycée Leonin"
(Frères Maristes)
- 1956-1958 Gymnase "Proton Protipon Gymnasium Arenon" de Plaka
Baccalauréat classique (Latin-Grec)
- 1958-1959 C.M.S.
- 1960-1964 1ère année EPFL, arrêt, en 1964 arrivée en 4e année
janvier 1969 Diplôme d'Ing-physicien à l'EPFL
- 1968-1969 Maître de mathématiques Ecole Nouvelle, Chailly

10. Observations :

- 1969-1970 Maître de mathématiques Institut Valcreuse
- 1970-1971 50% Maître de mathématiques Collège du Belvédère
50% Laboratoire de Physique Théorique, assistant

dès avril 1971, Assistant plein temps au Laboratoire de Physique
Théorique

Lausanne, le 30 janvier 1974

Signature : Méléti Michalakakis